ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 77

9

СЕНТЯБРЬ



„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Зав. редакцией *И. В. Румянцева.* Технический редактор *Г. А. Смирнова.*
Корректоры *Г. Д. Адейкина* и *Л. М. Бова*

Компьютерный набор и изготовление оригинал-макета
ГП «Слово»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Телефон (812) (213-35-59)

Сдано в набор 15.06.92. Подписано к печати 16.12.92. Формат бумаги $70\times100^{1}/_{16}$. Бумага офсетная № 1.
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 8.78. Усл. кр.-отт. 9.12. Уч.-изд. л. 10.73.
Тираж 1508. Зак. 2092. С 302.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», С.-Петербургское отделение
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская лин., 1
«Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

УДК 635.939.73:576.316

М. Н. Плеханова, Л. В. Соловьева, О. В. Мочалова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ И АРЕАЛ *LONICERA* SUBSECT. *CAERULEAE* (*CAPRIFOLIACEAE*)

M. N. PLEKHANOVA, L. V. SOLOVYEVA, O. V. MOCHALOVA. CHROMOSOME NUMBERS AND DISTRIBUTION AREA OF *LONICERA* SUBSECT. *CAERULEAE* (*CAPRIFOLIACEAE*)

В результате изучения плоидности 156 географических форм видов подсекции *Caeruleae* рода *Lonicera* выявлены ди- и тетраплоиды. Сделан анализ их распространения в пределах ареала подсекции *Caeruleae*. Установлено, что тетраплоиды доминируют над диплоидами, занимая западную, северную и центральную части ареала. Они распространены в более северных и часто высокогорных местообитаниях по сравнению с диплоидами. В юго-восточной части ареала подсекции *Caeruleae* выявлены три очага диплоидов: среднеазиатский (долина р. Или в Казахстане), даурско-зейский (в верховьях р. Амур до водораздела рек Зеи и Буреи), южно-уссурийский (хр. Гóры Пржевальского на юге Приморского края). Диплоиды приурочены к территориям, в прошлом не подвергавшимся действию ледника, располагаются в непосредственной близости от центрального Китая — центра происхождения кустарниковых видов рода *Lonicera*. Сделан вывод о более древнем происхождении диплоидов жимолости из подсекции *Caeruleae*.

Род *Lonicera* L. занимает центральное положение в сем. *Caprifoliaceae* Juss. и включает в себя, по данным разных исследователей (Rehder, 1903; Пояркова, 1958; Рябова, 1980), 150—200 видов. Система рода, разработанная в начале века A.Rehder (1903), не претерпела коренных изменений и принята за основу большинством исследователей. Согласно Rehder, в подсекцию *Caeruleae* Rehd. (sect. *Isika* Rehd.) входят политипный вид *L. caerulea* L. с разновидностями. А.И.Пояркова (1958) при монографической обработке рода *Lonicera* для «Флоры СССР» выделила в подсекции *Caeruleae* 10 видов (географических рас): *L.kamtschatica* (Sevast.) Pojark., *L. pallasii* Ledeb., *L. baltica* Pojark., *L. edulis* Turcz. ex Freyn, *L. turczaninowii* Pojark., *L. altaica* Pall. ex DC., *L. stenantha* Pojark., *L. bushiorum* Pojark., *L. iliensis* Pojark., *L. caerulea* L. В дальнейшем представления систематиков о составе подсекции *Caeruleae* разделились. Г.Н.Зайцев (1962), Н.В.Рябова (1980) принимают бóльшую часть видов «Флоры СССР». В.А.Недолужко (1986) и А.К.Скворцов (Skvortsov, 1986) придерживаются редеровского понимания вида *L.caerulea*, внося свои уточнения во внутривидовую систематику. Недолужко подразделяет *L.caerulea* на 2 подвида: subsp. *caerulea* — жимолость голубая, subsp. *edulis* — жимолость съедобная. Скворцов предлагает внутривидовое деление *L. caerulea* на подвиды subsp. *caerulea* (куда входит и subsp. *edulis*, предложенный Недолужко) и subsp. *stenantha*. В качестве самостоятельного вида в подсекции *Caeruleae* он признает, кроме *L. caerulea*, также и *L. iliensis*.

Виды, входящие в подсекцию *Caeruleae*, являются викарирующими, поэтому большинство исследователей дают характеристику ареала подсекции в целом. Современный ареал подсекции *Caeruleae* занимает огромную территорию в северном полушарии и по площади сопоставим с ареалом всего рода *Lonicera* (Недолужко, 1986). Он характеризуется как циркумголарктический бореальный (Пояркова, 1958) и включает в себя всю умеренную зону северного полушария:

Дальний Восток, Сибирь, Северный Китай, Среднюю Азию (Тянь-Шань, Памиро-Алай), Кавказ, Северо-Восточную Европу, Центральную и Западную Европу (Карпаты, Альпы, Пиренеи), северные районы Северной Америки (Рябова, 1980). Наибольшую территорию виды подсекции *Caeruleae* занимают в Азии (Skvortsov, 1986). Обращает на себя внимание самое северное положение подсекции *Caeruleae* в роде *Lonicera*. Представители подсекции *Caeruleae* приурочены к таежной, а в отдельных регионах — к арктической зонам, встречаются в горах — от среднего до альпийского пояса.

Кариологическое изучение рода *Lonicera* нельзя считать полным: числа хромосом исследованы лишь у 89 видов (Хромосомные числа..., 1969). Установлено, что основное число хромосом x = 9. Подавляющее большинство видов — диплоиды (2n = 18), 4 вида — тетраплоиды (2n = 36), 2 вида — гексаплоиды (2n = 54). Внутривидовая полиплоидия наблюдается у 10 видов *Lonicera*, среди них представители подсекции *Caeruleae* — *L.caerulea* из Евразии и *L. villosa* (Michx.) Roem et Schult. из Северной Америки.

Сведения о числах хромосом видов подсекции *Caeruleae* можно найти в нескольких работах, посвященных кариологическим исследованиям коллекций ведущих ботанических садов мира. Первые подсчеты хромосом *L. caerulea* (2n = 18) выполнили K.Sax и D.A.Kribs (1930) в коллекции Arnold Arboretum. Они установили, что длина хромосом у этого вида менее 2 мкм. Графическое изображение хромосом метафазной пластинки диплоидной *L. caerulea* впервые дано M.-L.Poucques (1949). Наличие двух уровней плоидности — диплоидного (2n = 18) и тетраплоидного (2n = 36) — в подсекции *Caeruleae* выявили A.Löve и D.Löve (1966), L.Rüdenberg и P.S.Green (1966, 1969). Анализируя географию полиплоидов в роде *Lonicera*, E.K.Janaki Ammal и B.Saunders (1952) отмечают, что тетраплоиды и гексаплоиды занимают более высокогорные местообитания по сравнению с диплоидами. В качестве ареала тетраплоидной расы *L. caerulea* упомянутые исследователи указывали Центральную и Северную Европу, Северную Азию, Японию. Диплоиды обнаружены среди образцов из Сибири и Туркестана (Rüdenberg, Green, 1966), из США, штаты Монитоба и Нью-Гемпшир (Löve, Löve, 1966).

В России довольно подробно изучены числа хромосом *Lonicera* подсекции *Caeruleae* (Ретина, 1969, 1982; Клицов, 1980; Санкина, Жолобова, 1981; Мочалова, Плеханова, 1986). Интерес российских ботаников к жимолости не случаен, так как именно здесь находится современный центр видового разнообразия подсекции *Caeruleae*. В первую очередь он обусловлен задачами практического использования жимолости в культуре как ягодного растения; в то же время изучение плоидности различных видов и форм жимолости в центре ее формообразования дало Скворцову (Skvortsov, 1986) дополнительный материал для решения проблем эволюции и систематики.

Предприняты первые шаги в изучении кариосистематики жимолости: Т.А.Ретиной (1969) приведены идиограммы 6 видов, обнаружены различия в морфологии хромосом ди- и тетраплоидов; С.В.Клицовым (1980) составлена хромосомная карта диплоидной *L. edulis*.

Перечисленные исследования, несмотря на их детальность, носили фрагментарный характер, так как были проанализированы случайные образцы, имевшиеся в коллекциях разных научных учреждений. Специальных исследований, посвященных географическому распределению полиплоидов подсекции *Caeruleae*, до сих пор не проводили. Поэтому целью нашей работы был подсчет числа хромосом жимолости из различных точек ареала подсекции *Caeruleae*. Особое внимание было уделено выявлению границ распространения ди- и тетраплоидов жимолости и составлению карты их ареалов. В настоящей статье мы не обсуждаем объема и таксономических связей подсекции *Caeruleae*, однако полагаем, что полученные данные имеют важное значение для дальнейших исследований эволюции и систематики жимолости.

Материалы и методика

В качестве объектов исследования были использованы семена видов *Lonicera* подсекции *Caeruleae*, собранные в природных популяциях Дальнего Востока, Сибири, Средней Азии и Европейского Севера в 1985—1989 гг. Семена североамериканского вида *L.villosa* были получены из Института генетических ресурсов Канады (г. Оттава). Кроме того, были подсчитаны хромосомы у видов и форм жимолости из коллекций Павловской и Дальневосточной опытных станций Научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И.Вавилова (ВИР). Всего было изучено 156 природных популяций и коллекционных форм различного географического происхождения. Исследованиями было охвачено большинство видов (географических рас) подсекции *Caeruleae* (см. таблицу). При анализе полученных данных для удобства изложения мы придерживались деления подсекции *Caeruleae* на виды согласно «Флоре СССР» (Пояркова, 1958), считая, что оно наиболее полно отражает эколого-географическое разнообразие жимолости на территории бывшего СССР.

Подсчет хромосом выполнен в 1985—1990 гг. в лаборатории биологии, генетики и селекции садовых растений биологического факультета Московского государственного университета (г. Москва) и в лаборатории физиологии растений и цитологии Института садоводства Сибири (г. Барнаул) по общепринятым методикам (Каптарь, 1967; Топильская и др., 1974). Число хромосом подсчитывали в клетках меристемы корней проростков (природные популяции) и верхушечных меристем побегов (коллекция ВИР).

При составлении карты ареалов ди- и тетраплоидов жимолости использовали в качестве дополнительных данных материалы сводки Скворцова (Skvortsov, 1986).

Результаты исследований

Среди представителей подсекции *Caeruleae* в Евразии доминируют тетраплоиды (см. таблицу). Они занимают огромную территорию, образуя прерывистый, приуроченный к лесной зоне ареал — от п-ова Камчатка, о-ва Сахалин и Курильских о-вов на востоке до Скандинавского п-ова и Пиренеев на западе; от европейского Заполярья на севере до горных систем Сихотэ-Алиня, Хингана, Саян, Алтая, Тянь-Шаня, Памиро-Алая, Кавказа на юге (см. рисунок). Тетраплоидами на всем протяжении ареала оказались приведенные во «Флоре СССР» (Пояркова, 1958) виды *L. kamtschatica, L. pallasii, L. altaica, L. stenantha, L. bushiorum, L. caerulea.* Они приурочены к северной и горной частям ареала подсекции *Caeruleae* и отличаются хорошей приспособленностью к различным экологическим условиям. Тетраплоиды встречаются как в низинных (*L. pallasii, L. kamtshatica*), так и в предгорных и горных местообитаниях (*L.altaica, L. stenantha, L. caerulea*).

Во «Флоре СССР» (Пояркова, 1958) для вида *L. edulis* указан обширный ареал — от Восточного Саяна до Приморского края и о-ва Сахалин. На этой же территории, в частности в Иркутской и Читинской областях, Бурятии, Якутии, Приморском и Хабаровском краях, распространен вид *L. turczaninowii.* При исследовании плоидности жимолости на протяжении ареалов *L. edulis* и *L. turczaninowii* нами были обнаружены как тетраплоидные, так и диплоидные формы. В верховьях р. Амур выявлена значительная территория, где произрастает только диплоидная жимолость. Западной границей этой территории можно считать Даурский хр. в Читинской обл., к востоку от которого тетраплоиды не встречаются вплоть до хр. Турана в Амурской обл. — водораздела рек Зеи и Буреи. С севера ареал диплоидов в Читинской обл. ограничивает Олекминский становик, а в Амурской — Становой хр. Диплоиды обнаружены в верховьях рек Алдана, Тока,

Числа хромосом видов рода *Lonicera* подсекции *Caeruleae* различного географического происхождения

Виды	Область, край	Место сбора	Плоидность
L. kamtschatica	Камчатская обл.	Г.Ключи	36, 36 (С)
		Г.Усть-Камчатск	36 (С)
		Пос.Анавгай	36
		Пос.Атласово	36
		Пос.Лазо	36 (С)
		Оз.Курильское	36 (С)
		Пос.Большие Коряки	36
	Магаданская обл.	Г.Магадан	36, 36 (С)
		Г.Омсукчан	36 (С)
		Пос.Еликчан	36 (С)
		Пос.Ола	36
		Пос.Карамкен	36
	Сахалинская обл.	О-в Сахалин, г.Красногорск	36 (С)
		О-в Кунашир, г.Южно-Курильск	36
		О-в Итуруп, пос. Лесозаводское	36
		О-в Итуруп, пос. Рейдово	36
		О-в Шикотан	36, 36 (С)
L. edulis	Приморский край	Шкотовский р-н, гора Пидан	36 (С)
		Г.Артем	18 (С)
		Анучинский р-н, пос. Буенки	36
		Кавалеровский р-н, пос. Верхние Лужки	36
		Кавалеровский р-н, пос. Рудный-1	36
		Кавалеровский р-н, пос. Высокогорск	36
		Дальнегорский р-н, пос. Краснореченский	36
	Хабаровский край	Г.Охотск	36 (С)
		Охотский р-н, пос. Кетанда	36 (С)
		Аяно-Майский р-н, пос. Аян	36
		Р-н им. Полины Осипенко, пос. Бриакан	36
		Комсомольский р-н, пос. Большой Картель	36
		Хр. Хехцирь	36 (С)
		Г.Облучье	36 (С)
		Р-н им. Лазо, пос. Бичевая	36
		Верхнебуреинский р-н, пос. Старая Чекунда	36
		Аяно-Майский р-н, верховье р. Учур	18
	Амурская обл.	Зейский р-н, г. Зея	18
		Зейский р-н, пос. Золотая Гора	18
		Зейский р-н, пос. Снежногорск (Дамбуки)	18, 36 (С)
		Зейский р-н, р.Гулик	18
		Зейский р-н, р.Эракингра	18
		Зейский р-н, пос. Бомнак	18
		Зейский р-н, р.Купури	18
		Тындинский р-н, г.Тында	18
	Читинская обл.	Александрозаводской р-н, перевал Кыдэм	18
		Александрозаводской р-н, р.Каменка	18
		Могочинский р-н, пос. Ксеньевка	18
		Сретенский р-н, г.Сретенск	18
		Г.Нерчинск	18 (С)
		Пос.Кавыкучи	18 (С)
		Бурятско-Агинский НО, пос. Дульдурга	18
		Бурятско-Агинский НО, пос. Ара-Иля	18
	Читинская обл.	Балейский р-н, пос. Балей	18
		Тунгокоченский р-н, пос. Зугулай	36 (С)

Виды	Область, край	Место сбора	Плоидность
L. edulis		Кыринский р-н, пос. Мангут	36 (С)
	Якутия	Становой хр., верховье р. Алдан	18
L. turczaninowii	Приморский край	Окр. г.Владивостока, хр.Богатая Грива	36
L. regeliana	Приморский край	Чугуевский р-н, р.Медвежий Кут	18
		Чугуевский р-н, пос. Березовка	18
		Лазовский р-н, Лазовский заповедник	18
		Шкотовский р-н, пос.Центральное	18
		Шкотовский р-н, пос.Новороссия	18
L. altaica	Читинская обл.	Улетовский р-н, перевал Большой Улелей	36
	Иркутская обл.	Пос. Слюдянка	36
		Пос. Хузино	36
		Пос. Листвянка	36 (С)
	Тува	Г.Кызыл	36
	Красноярский край	Минусинский р-н	36
		Хакасская АО	36
		Боградский р-н	36
	Алтайский край	Пос. Акташ	36
		Оз. Телецкое	36
		Пос. Курай	36 (С)
		Пос. Туейекта	36 (С)
		Семинский перевал	36, 36 (С)
	Казахстан	Восточно-Казахстанская обл., р.Урункайка	36
		Восточно-Казахстанская обл., г.Лениногорск	36
L. iliensis	Казахстан	Г.Баканас	18
		Г.Капчагай	18 (С)
		Пос.Чунджа, р.Чарын	18 (С)
L. stenantha	Казахстан	Алма-Атинская обл., хр.Джунгарский Алатау	36
		Г.Алма-Ата	36 (С)
		Хр.Терскей, р.Караколка	36 (С)
	Кыргызстан	Г.Талас	36
		Р.Чичкан	36, 36 (С)
		Г.Сусамыр	36 (С)
		Р.Ак-Суу	36
		Нарынский р-н, пос.Чаек	36
	Таджикистан	Пос. Анзоб	36 (С)
		Р.Гунт	36 (С)
L. bushiorum	Карачаево-Черкессия	Оз. Узунколь	36 (С)
L. pallasii	Якутия	Г.Олекминск	36, 36 (С)
		Г.Ленск	36 (С)
		Г.Алдан	36 (С)
	Бурятия	Окр.Улан-Удэ, пос.Березовка	36
		Баргузинский заповедник	36
		Пос. Байкал-Турка	36 (С)
		Хр.Улан-Бургасы	36 (С)
	Томская обл.	Пос. Бакчар	36
	Екатеринбургская обл.	Пос. Лобва	36
		Гора Денежкин Камень	36 (С)
	Тюменская обл.	Г.Лабытнанги	36 (С)
	Челябинская обл.	Оз. Зюраткуль	36 (С)
	Коми	Г.Ухта	36 (С)
		Г.Инта	36 (С)
	Архангельская обл.	Плесецкий р-н, р.Северная Двина	36
	Мурманская обл.	Кировский р-н, пос. Хибины, оз.Имандра	36, 36 (С)
	Карелия	Г.Кандалакша	36 (С)
		Кондопожский р-н	36
		Заповедник «Кивач»	36, 36 (С)
	Вологодская обл.	Пос. Янково	36

Виды	Область, край	Место сбора	Плоидность
L. pallasii	Ленинградская обл.	Пос. Пудость	36 (С)
	Латвия	Г.Саласпилс	36 (С)
		Оз. Каниерис	36 (С)
L. caerulea	Финляндия	Г.Оулу	36
	Норвегия	Г.Берген	36 (С)
	Франция	Пиренеи	36 (С)
	Канада	Г.Оттава	36
L. emphyllocalyx	Япония	О-в Хоккайдо	36

Примечание. Приведены данные авторов 1985—1990 гг. и А.К.Скворцова (Skvortsov, 1986). Данные Скворцова отмечены знаком (С).

Зеи, Учура, берущих начало с этого хребта. Южную границу ареала диплоидов четко выявить не удалось. Вероятно, они встречаются и на территории Китая, на северо-западе провинции Хэйлунцзян, граничащей с Читинской и Амурской областями. Достоверно установлено, что в долинах рек Нерчинского хр., пограничного с Китаем, произрастают диплоиды. Диплоидная жимолость из Забайкалья близка по своим морфологическим признакам к дублету типа *L. edulis*, описанному из пос. Зея-Пристань и хранящемуся в Гербарии Ботанического института им. В.Л.Комарова РАН (LE).

Условия произрастания диплоидов в верховьях Амура отличаются от таковых у тетраплоидов, произрастающих на смежной территории. Диплоидный вид *L. edulis* произрастает в предгорьях и среднем поясе гор. Он приурочен к сырым местообитаниям и богатым почвам в долинах рек и ручьев, обитает на марях и окраинах болот. Тетраплоиды, граничащие с диплоидным видом *L. edulis* на западе, преобладают на скалах и каменистых осыпях, на сухих местах, часто на высоте более 1300 м над ур. м. (Читинская обл., перевалы Большой Улелей и Арей).

В Приморском крае диплоидная жимолость приурочена к невысокому хребту под названием Гóры Пржевальского, пересекающему юг Приморья с востока на запад. На северном макросклоне хребта фитоценозы с участием жимолости отмечены на Шкотовском плато, недалеко от г. Артема (поселки Новороссия и Центральное), на юге Анучинского (р. Муравейка) и Чугуевского (поселки Архиповка, Извилинка, Верхняя Бреевка, Березовка) районов. На южном макросклоне хр. Гóры Пржевальского диплоидная жимолость обильно встречается в Лазовском и Партизанском районах вдоль трассы Лазо—Сергеевка. На востоке распространение диплоидных форм ограничено верховьями рек Уссури и Извилинки. Все исследованные нами диплоиды из Приморского края по морфологическим признакам можно отнести к виду *L. regeliana* Boczkar., описанному Н.М.Бочкарниковой (1975). Как в живом виде, так и в гербарных образцах они заметно отличаются от тетраплоидных растений, со всех сторон окружающих ареал диплоидного вида *L. regeliana*.

На самом юге Приморья тетраплоиды встречаются на п-ове Муравьев-Амурский (хр. Богатая Грива, окр. г. Владивостока), на юге Шкотовского р-на (гора Пидан). По морфологическим признакам к тетраплоидам можно отнести формы, собранные в коллекции Дальневосточной опытной станции ВИР из окр. г. Партизанска (число хромосом не проверяли). На западе Приморского края тетраплоидная жимолость встречается в Анучинском р-не (пос. Буенки), на севере — в Чугуевском и Кавалеровском районах (р. Павловка). Тетраплоиды в изобилии встречаются в горах Сихотэ-Алиня в Кавалеровском и Дальнегорском районах. На обширной территории Хабаровского края все исследованные образцы оказались тетраплоидными. Следует отметить, что экологические условия произрастания диплоидной и тетраплоидной жимолости на сопредельных территориях в Приморском крае существенно не различаются.



Географическое распространение диплоидов (*а*) и тетраплоидов (*б*) *Lonicera* подсекции *Caeruleae* на территории России и некоторых сопредельных стран.

Диплоидный вид из подсекции *Caeruleae* обнаружен также в долине р. Или в Казахстане: а) в среднем течении р. Или и ее притока р. Чарын, б) в нижнем течении (г. Баканас), недалеко от впадения р. Или в оз. Балхаш. Это — вид *L. iliensis*, самостоятельность которого не вызывает сомнений у большинства современных исследователей. По мнению Поярковой (1958), описавшей этот вид, восточная граница его ареала проходит по верхнему течению р. Или в Китае, провинция Синцзян. *L. iliensis* приурочен к кустарниковым зарослям в поймах рек. В горах, окружающих р. Или, произрастает тетраплоидный вид *L. stenantha* (Джунгарский и Заилийский Алатау, Терский и Таласский хребты). Этот вид распространен и в горном Таджикистане (р. Гунт, пос. Анзоб).

Ареал подсекции *Caeruleae* включает в себя не только Евразию, но и Северную Америку. Нами проведен кариологический анализ образца *L. villosa*, полученного из Канады. Установлено, что все 29 сеянцев этого вида — тетраплоиды (2n = 36).

Анализ географического распространения полиплоидов у видов подсекции *Caeruleae* свидетельствует о том, что в ряде мест существенная пространственная изоляция популяций диплоидов и тетраплоидов отсутствует. Следовательно, возможны обмен генетической информацией между видами и формами с разным уровнем плоидности и, как результат, появление новых форм, продолжение процессов формообразования.

В 1985 г. в Чугуевском р-не Приморского края (р. Муравейка, местечко Медвежий Кут) мы обнаружили местообитание, в котором произрастали хорошо различимые диплоиды и тетраплоиды жимолости. Диплоидная жимолость обладала признаками *L. regeliana* (2n = 18), тетраплоидная — *L. edulis* (2n = 36). Растения с промежуточными признаками диплоидной и тетраплоидной жимолости не были найдены, что, возможно, связано с отсутствием в данном фитоценозе условий для семенного возобновления. Однако при посеве семян, собранных в этом местообитании, единичные сеянцы *L.regeliana* имели морфологические признаки *L. edulis*. К сожалению, подсчитать число хромосом у них не удалось.

В условиях культуры на Павловской опытной станции ВИР под С.-Петербургом нами получены доказательства возможности обмена генетической информацией между ди- и тетраплоидами жимолости. В 1986—1988 гг. проведены прямые и обратные скрещивания образцов *L. regeliana* (2n = 18) и *L. edulis* (2n = 36) из Приморского края. Завязываемость плодов в гетероплоидных скрещиваниях составляла от 12 до 48 %, число семян на 1 плод колебалось от 2 до 7, что было в 2 раза меньше, чем при гомоплоидных скрещиваниях. Семена в большинстве своем были щуплыми, их всхожесть составила 5—28 %, значительная часть сеянцев погибла в ювенильном состоянии. Из оставшихся в живых 12 однолетних гибридов из комбинации скрещивания *L. edulis* (2n = 36) × *L. regeliana* (2n = 18) 5 оказались триплоидами (2n = 27), а остальные — тетраплоидами (2n = 36).

Обсуждение результатов

Наличие двух уровней плоидности в подсекции *Caeruleae*, характер географического распределения полиплоидов, скрещиваемость гетероплоидных видов и форм при определенных условиях — все это позволяет высказать некоторые предположения относительно происхождения и эволюции видов этой подсекции.

Явление полиплоидии присуще эволюционно молодым таксономическим единицам (Бреславец, 1963). Рассматривая возможные эволюционные взаимоотношения в роде *Lonicera*, Недолужко (1986) предполагает, что филогенетическая ветвь, ведущая к образованию подсекции *Caeruleae* в секции *Isika*, выделилась из древнего предка жимолости (*Protolonicera*) на самых ранних этапах дивергенции систематических групп. Этим объясняется существенное отличие пред-

ставителей *Caeruleae* от видов других подсекций. Подсекция *Caeruleae* по схеме Недолужко — одна из самых высокоразвитых в секции *Isika*, ближайшие к ней, но менее продвинутые в эволюционном плане подсекции — *Chlamydocarpae* Jaub. et Spach. и *Vesicariae* Kom.

Центром происхождения прямостоячей жимолости является Восточная Азия, где в горах Китая находится современный центр видового разнообразия *Lonicera* (Hsu Ping-Sheng, Wang Han-Jin, 1988). Формирование подсекции *Caeruleae* и близких к ней таксономических групп из секции *Isika* проходило, очевидно, вне пределов Восточной Азии. В составе Тургайской флоры древние представители подсекции *Caeruleae* были широко распространены в более северных районах Европы, Азии и Северной Америки (Рябова, 1980). Недолужко считает, что в эоцене—плиоцене предки *Caeruleae* освоили новые для них фитоценозы, проникнув в горные районы и прогрессируя в мелколиственных и хвойных ассоциациях. По-видимому, эта новая экологическая ниша спасла древнюю синюю жимолость от полного исчезновения при похолодании и аридизации климата в ледниковый период. По мнению большинства исследователей, именно ледниковый период оказал определяющее воздействие на формирование современного разнообразия видов подсекции *Caeruleae*. Возникновение полиплоидии в этой подсекции Рябова (1980) связывает с изменением климата в ледниковый период. Увеличение числа хромосом у жимолости могло идти как путем автополиплоидии (Sax, Kribs, 1930), так и (подобно другим растениям) путем аллополиплоидии (Бреславец, 1963; Чуксанова, 1974). Как известно, изменение числа хромосом может сопровождаться изменением не только морфологических признаков, но и биологии растений, что часто приводит к освоению новых местообитаний. По мнению М.А.Розановой (1940), появление полиплоидной расы — это первый, самый ранний этап дивергенции видов. Для жимолости подсекции *Caeruleae*, как и для других представителей послеледниковых бореальных флор, тетраплоидный уровень оказался оптимальным, способствующим увеличению изменчивости признаков растений и, следовательно, быстрому их расселению в различных экологических условиях. В настоящее время мы наблюдаем процветание тетраплоидных видов и форм подсекции *Caeruleae*, занимающих огромный ареал в Евразии и одновременно небольшие изолированные друг от друга территории, где сохранились диплоиды. Территории, занятые диплоидами синей жимолости в Средней Азии, Забайкалье и Приморье, не подвергались катастрофическим изменениям в ледниковый период (Вульф, 1944). Это подтверждается наличием большого числа древних диплоидных видов в их флорах (Соколовская, 1966; Крогулевич, 1971). Таким образом, эволюция жимолости подсекции *Caeruleae* от диплоидов к тетраплоидам укладывается в классическую схему эволюции высших растений (Вульф, 1937; Stebbins, 1950; Бреславец, 1963).

Скворцов придерживается иной точки зрения на роль полиплоидии в эволюции, считая диплоидность вторичным явлением в подсекции *Caeruleae* (Skvortsov, 1986). Эта гипотеза отражает существующее в ботанической науке мнение о том, что эволюционный процесс связан не с повышением, а с понижением уровня плоидности (Хохлов и др., 1976; Скворцов, 1982). Свое мнение о вторичности диплоидов жимолости подсекции *Caeruleae* Скворцов аргументирует различиями морфологических признаков между диплоидами Средней Азии, Забайкалья и Приморья. В то же время он подчеркивает элементы сходства в морфологии диплоидов и тетраплоидов жимолости, произрастающих на сопредельных территориях (Skvortsov, 1986).

Такая аргументация вторичности происхождения диплоидов, на наш взгляд, не вполне убедительна. В пользу обратной гипотезы свидетельствуют следующие данные. Большинство изученных видов рода *Lonicera* — диплоиды, в том числе представители ближайших к подсекции *Caeruleae* систематических групп — подсекций *Chlamydocarpae* и *Vesicariae*. Диплоиды приурочены к южным пределам ареала подсекции *Caeruleae*, к территориям, не подвергавшимся прямому воздействию ледника. В то же время эти территории находятся вблизи древнего

центра происхождения жимолости — Центрального Китая. Диплоиды подсекции *Caeruleae* характеризуются меньшим по сравнению с тетраплоидами размахом изменчивости морфологических признаков. Для диплоидов характерны близкие признаки строения цветка, анатомического строения вегетативных органов, а также сходное строение кариотипов (Ретина, 1969), что отличает диплоиды от тетраплоидов.

Сведений о североамериканских представителях подсекции *Caeruleae* у нас недостаточно для того, чтобы проанализировать географическое распространение полиплоидов на этом континенте. Можно предположить, что в Северную Америку жимолость подсекции *Caeruleae* попала из Евразии через Берингийскую сушу. Вероятно, североамериканские диплоиды имеют общего предка с диплоидами синей жимолости со Станового хр., так как именно эта современная территория входит в состав региона, называемого Мегаберингией (Юрцев, 1986).

Выводы

В пределах обширного ареала подсекции *Caeruleae* рода *Lonicera* у его южной границы выявлены три очага, где произрастают диплоиды: среднеазиатский (долина р. Или), даурско-зейский (верховье р. Амур: центральная и восточная части Читинской обл. и северо-западная часть Амурской обл.), южно-уссурийский (на юге Приморского края). Диплоиды приурочены к южной границе ареала подсекции *Caeruleae*, к территориям, в прошлом не подвергавшимся действию ледника. Центральную, западную и северную части ареала занимают тетраплоиды. По занимаемой площади они доминируют над диплоидами. Географическое распространение свидетельствует о более древнем происхождении диплоидов по сравнению с тетраплоидами.

Экологические условия произрастания ди- и тетраплоидов подсекции *Caeruleae* в большинстве случаев различаются, причем тетраплоиды занимают более высокогорные и северные местообитания. Между ди- и тетраплоидами отсутствует барьер нескрещиваемости, при гибридизации возможно образование жизнеспособных триплоидов.

Авторы благодарят сотрудников НИИ растениеводства им. Н.И.Вавилова Н.М.Бочкарникову, В.А.Честную, Е.В.Володину, И.Ю.Коренюк, А.Ш.Сабитова за неоценимую помощь в сборе объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочкарникова Н.М. Новый вид жимолости // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1975. Т. 54. Вып. 1. С. 41—45. — *Бреславец Л.П.* Полиплоидия в природе и опыте. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 363 с. — *Вульф Е.В.* Полиплоидия и географическое распространение растений // Усп. совр. биол. 1937. Т. 7. Вып. 2. С. 161—197. — *Вульф Е.В.* Историческая география культурных растений. История флор земного шара. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 545 с. — *Зайцев Г.Н.* Интродукция жимолости в Ленинграде // Тр. БИН АН СССР. Сер. 6. Л., 1962. Вып. 8. С. 184—275. — *Каптарь С.Г.* Новый ускоренный метод изучения митотических и мейотических хромосом растений с помощью пропионо-лакмоида // Цитол. и генет. 1967. Т. 1. № 4. С. 87—89. — *Клицов С.В.* Хромосомный анализ кровохлебки лекарственной и жимолости голубой // Докл. ВАСХНИЛ. М., 1980. № 11. С. 44—45. — *Крогулевич Р.Е.* Роль полиплоидии в генезисе высокогорной флоры Станового Нагорья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1971. 23 с. — *Мочалова О.В., Плеханова М.Н.* К вопросу о плоидности видов жимолости подсекции *Caeruleae* Rehd. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1986. Т. 106. С. 76—78. — *Недолужко В.А.* Систематический и географический обзор жимолостей северо-востока Евразии // Комаровские чтения. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1986. Вып. 33. С. 54—109. — *Пояркова А.И.* Жимолость — *Lonicera* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 23. С. 453—625. — *Ретина Т.А.* О числах хромосом шести видов голубых жимолостей // Науч. докл. высшей школы. 1969.

№ 6. С. 62. — *Ретина Т.А.* Изучение биологии голубых жимолостей (вопросы сезонного развития, биология цветения, кариология, гибридизация): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 22 с. — *Розанова М.А.* О биологической изоляции и скрытых видах // Бот. журн. 1940. Т. 25. № 4-5. С. 304—308. — *Рябова Н.В.* Жимолость. М.: Наука, 1980. 160 с. — *Санкина А.С., Жолобова З.П.* Цитологическая оценка селекционного материала по жимолости // Сибирск. вестн. с.-хоз. науки. 1981. № 6. С. 32—35. — *Скворцов А.К.* Два пути уменьшения числа хромосом в ходе эволюции высших растений // Филогения высших растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. С. 119—124. — *Соколовская А.П.* Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры Приморского края) // Вестн. ЛГУ. 1966. № 3. С. 92—106. — *Топильская Л.А., Лучникова С.В., Чувашина Н.П.* Изучение соматических и мейотических хромосом смородины на ацетогематоксилиновых препаратах // Бюл. ЦГЛ. Мичуринск, 1984. С. 56—60. — *Хохлов С.С., Тырнов В.С., Гришина Е.В.* и др. Гаплоидия и селекция. М.: Наука, 1976. 221 с. — *Хромосомные* числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 927 с. — *Чуксанова Н.А.* Полиплоидия и видообразование у растений // Теоретические и практические проблемы полиплоидии. М.: Наука, 1974. С. 64—80. — *Юрцев Б.А.* Мегаберингия и криоксерические этапы ее растительного покрова // Комаровские чтения. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1986. Вып. 33. С. 3—53. — *Hsu Ping-Sheng, Wang Han-Jin. Caprifoliaceae* // Flora reipublicae popularis sinicae. Peiking, 1988. Vol. 72. P. 153—259. — *Janaki Ammal E.K., Saunders B.* Chromosome number in species of *Lonicera* // Kew Bull. 1952. N 4. P. 539—541. — *Löve A., Löve D.* Cytotaxonomy of the alpine vascular plants of Mount Washington // Univ. Colorado Studies. Ser. Biol. 1966. N 24. P. 1—75. — *Poucques M.-L. de.* Recherches caryologiques sur les *Rubiales* // Rev. génér. Bot. 1949. N 660. P. 84—959. — *Rehder A.* Synopsis of the genus *Lonicera* // Miss. Bot. Gard. Ann. Rep. 1903. Vol. 14. P. 27—232. — *Rüdenberg L., Green P.S.* A karyological survey of *Lonicera*. I // J. Arnold Arbor. 1966. Vol. 47. N 4. P. 605—609. — *Rüdenberg L., Green P.S.* A karyological survey of *Lonicera*. II // J. Arnold Arbor. 1969. Vol. 50. N 3. P. 449—461. — *Sax K., Kribs D.A.* Chromosomes and phylogeny in *Caprifoliaceae* // J. Arnold Arbor. 1930. Vol. 11. N 3. P. 147—153. — *Škvortsov A.K.* Blue honeysuckles (*Lonicera* subsect. *Caeruleae*) of Eurasia: distribution, taxonomy, chromosome numbers, domestication // Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Upsala, 1986. Vol. 27. N 2. P. 95—105. — *Stebbins G.L.Z.* Variation and evolution in plants. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1950. 560 p.

Научно-исследовательский институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова
Санкт-Петербург

Получено 21 VI 1991

SUMMARY

Studies on ploidity of 156 geographical forms of *Lonicera* subsect. *Caeruleae* have revealed di- (2n = 18) and tetraploids (2n = 36). Their geographical distribution within the distribution area of the subsect. *Caeruleae* has been analyzed. Tetraploids were found to dominate over diploids, occupying western, northern and central parts of the area. They are spread in more northern and alpine habitats, as compared to diploids. Three locations of diploids were found in the south-eastern part of the subsect *Caeruleae* area: the Central Asian (the Ili river valley in Kazakhstan), the Transbaicalian (from Upper Amur river up to the Zeya and Bureya watershed), the South-Ussurian (the Przhevalsky Mountain ridge in the south of the Primoriye Territory). Diploids occur on the territories, which in the past were not affected by glaciers, and are located in proximity to the Central China, the centre of the origin of the bushy *Lonicera*. The more ancient origin of diploids of *Lonicera* subsect. *Caeruleae* is implied.

УДК 581.5
© 1992

К. А. Куркин, З. Ф. Ярошенко

ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ. ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ЛУГОВ ОКСКОЙ ПОЙМЫ

K. A. KURKIN, Z. F. YAROSHENKO. AN ATTEMPT OF THE ECOLOGICAL CLASSIFICATION OF THE FLOOD-PLAIN MEADOW VEGETATION. THE ECOLOGICAL AND GENETIC CLASSIFICATION OF MEADOWS OF THE OKA RIVER FLOOD-PLAIN

Для каждой ландшафтно-экологической части поймы (центральной, прирусловой и притеррасной) выявлены ведущие синфакторные экологические оси дифференциации луговой растительности. По этим осям проведена ординация сенокосов и выявлены экологические рубежи, принятые нами за границы между экологическими типами фитоценозов. Эти границы уточнены с помощью методов «экологического лидера» и «экологического ядра сопряженных видов». Генетический принцип реализован посредством распределения пастбищных модификаций по соответствующим сенокосным типам исходя только из экологических параметров этих модификаций. Классификация содержит 25 экологических типов, которые объединены в группы типов и экологические классы, аналогичные классам формаций А.П.Шенникова (за исключением класса аллювиафильных лугов, который аналогов не имеет). Каждый тип представлен исходной (сенокосной) стадией и стадиями умеренной и интенсивной пастбищных дигрессий. Дана характеристика каждого типа и стадий его дигрессий.

Сущность экологической классификации луговой растительности сводится к совмещению типов фитоценозов с типами экотопов и последующей систематизации выделенных экологических типов фитоценозов. По своему объему выделяемые нами «экологические типы фитоценозов» примерно соответствуют «ассоциации» В.В.Алехина (1935). Однако если ассоциация представляет собой абстрактную комбинацию видов, не связанную с конкретным типом экотопа, то экологический тип фитоценоза есть такое совмещение ассоциации и экотопа, при котором они взаимоопределяют друг друга.

Методы выделения экологических типов фитоценозов

Трудности экологического совмещения фитоценозов с экотопами связаны с тем, что состав фитоценозов определяется не только экотопами, но и антропогенными, ландшафтными и конкурентно-ценотическими факторами (Куркин, 1967, 1989 и др.); экотопы экологически многомерны; изменения состава фитоценозов по градиентам экологических факторов, с одной стороны, континуальны, с другой — характеризуются наличием экологических рубежей, порогов (Раменский, 1953; Куркин, Левицкая, 1989). Процесс выделения экологических типов фитоценозов по сути дела и сводится к преодолению этих методических трудностей.

Прежде всего необходимо выявить связи между фитоценозами и экотопами «в чистом виде» при прочих равных условиях. Равные условия воздействия на фитоценозы ландшафтных факторов достигаются анализом экологической дифференциации растительности не вообще, а по экологическим типам ландшафта. С

этой целью в пойме выделяются 3 экологических типа ландшафта: «базовый» (центральная часть поймы), прирусловый и притеррасно-приматериковый (Куркин, 1987). Равные условия воздействия антропогенных факторов достигаются рассмотрением экологической дифференциации на фоне однотипной антропогенной нагрузки. Сначала нами разрабатывалась экологическая классификация пойменных сенокосов. Конкурентно-ценотические факторы учитывались на уровне подтипов (Куркин, Левицкая, 1989).

С целью преодоления феномена многомерности экотопов в пределах каждого экологического типа ландшафта выявлялись ведущие синфакторные экологические оси дифференциации растительности (Куркин, 1987). Далее по градиентам этих осей проводилась экологическая ординация фитоценозов, при этом особое внимание уделялось выявлению экологических рубежей, при переходе через которые существенно изменяется состав фитоценозов. Эти экологические рубежи ориентировочно принимались за границы между синтаксонами.

Ввиду континуальности экологических рубежей, их «размытости», возникает вопрос: куда относить фитоценозы, экологические параметры которых приурочены к зоне рубежей? Нами были использованы методы экологического лидера и экологического ядра сопряженных видов, разработанные Л.Г.Раменским (1953), но опубликованные уже после его смерти. Указанные методы позволили нам решить сразу 3 задачи: 1) использовать для классификации практически все изученные объекты; 2) придать выделяемым экологическим типам фитоценозов максимальную флористическую определенность; 3) выявить и учесть амплитуду частичной взаимозамещаемости экологических факторов.

Метод экологического лидера сводился к распределению описаний между смежными синтаксонами по экологически характерным доминирующим видам, с колебаниями обилия которых сопряжены колебания обилия других видов. Как отмечал Раменский (1953), один удачно выделенный «лидер» влечет за собой целый ряд «спутников» и отталкивает «антагонистов». Наш опыт показал, что этот метод эффективен при разделении экологического ряда монодоминантных типов фитоценозов, в каждом из которых доминирует один (два) экологически определенный вид. Так, например, в экологическом ряду краткопоемных пустошных лугов с бедными песчаными оподзоленными почвами на основе ординации по высотным отметкам были выделены 4 типа-ступени поемности: 1) с *Artemisia campestris* L.;[1] 2) с преобладанием *Hieracium pilosella* L.; 3) с преобладанием *Nardus stricta* L.; 4) с содоминированием *Nardus stricta* и *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. Однако высотные границы доминирования этих видов оказались при сведении материалов по различным профилям не вполне совпадающими. Поэтому окончательная разгруппировка массива объектов, относящихся к этому экологическому ряду, была проведена уже не по высотным отметкам, а по доминированию вышеперечисленных экологических лидеров. Это позволило совместить экологическую однородность выделенных типов с их четкой ботанической характеристикой.

Метод экологического ядра сопряженных видов оказался весьма эффективным для разгруппировки объектов с полидоминантными ценозами. Так, в процессе экологической ординации краткопоемных остепненных лугов по гранулометрическому составу почв были выделены индикаторы песчаных, суглинисто-песчаных, песчано-суглинистых и суглинистых почв, а затем эти группы индикаторов в качестве ядер экологически сопряженных видов были использованы для распределения по экологическим рядам тех геоботанических описаний, для которых у нас не было прямых данных о гранулометрическом составе почв.

Таким образом, посредством ландшафтно-экологического анализа мы выявили адекватную схему экологической ординации, явившуюся основой для определения синтаксонов и характеризующих их экологических лидеров (или ядер эко-

---

[1] Все латинские названия растений даны по «Определителю растений Мещеры» (1986, 1987).

логически сопряженных видов), которые в свою очередь используются для окончательной разгруппировки объектов по синтаксонам и уточнения характеризующих эти синтаксоны значений проективного покрытия доминантов, а также уровней значимости индикаторов.

В итоге каждый выделенный экологический тип сенокосов характеризуется и составом доминантов, и набором индикаторных видов, и амплитудами экологических факторов, к которым он приурочен. Такая тройная характеристика экологических типов создает предпосылки для экологической классификации пастбищ. Задача при этом сводится к тому, чтобы дифференцировать все пастбищные модификации по соответствующим экологическим типам сенокосов. Эта задача впервые становится разрешимой, благодаря тому что каждый выделенный тип сенокосов характеризуется не только ботаническим составом, который при выпасе деформируется, но и экологическими параметрами, которые даже при самом интенсивном выпасе в основном остаются неизменными. Это и дает основание распределять все пастбищные модификации по соответствующим типам сенокосов, исходя из экологических параметров. С этой целью при закладке и изучении пастбищных топоэкологических нивелировочных профилей каждое геоботаническое описание по возможности сопровождалось почвенной прикопкой для определения гранулометрического состава и pH почв. Поемность оценивалась для краткопоемных пастбищ по высотным отметкам (нивелировочные данные), аллювиальность — по мощности наилков и лишь увлажнение — по растительности. Однако при вычислении ступени увлажнения (У) исключались данные по видам, явно разрастающимся под влиянием пастбищной дигрессии (*Polygonum aviculare* L.s.l., *Plantago major* L., *Potentilla anserina* L. и некоторые другие). Это делалось для того, чтобы устранить искажения, связанные с пастбищной деформацией ценозов.

Опыт такой экологической классификации пастбищных модификаций показал, что, во-первых, часть видов — индикаторов степени поемности, увлажнения, аллювиальности и гранулометрического состава почв в пастбищных ценозах — сохраняется или даже разрастается при умеренной пастбищной дигрессии — ПД = 4.1—5.0 (по шкале Раменского с соавт., 1956); во-вторых, в процессе пастбищной дигрессии состав ценозов обогащается новыми, уже чисто пастбищными индикаторами экологических условий. Иначе говоря, экологическая классификация пойменных пастбищ оказалась вполне реальной. Это позволяет в одной классификации соединить экологический принцип (экологические типы) с генетическим (стадии пастбищной дигрессии). Теоретическая и практическая значимость этого показана нами ранее (Куркин, 1965, 1988, 1990).

Сбор материалов для классификации проводился в течение 1982—1989 гг. В пойме р. Оки на всем протяжении ее среднего течения (от устья р. Осетр выше г. Коломна и до границы с Владимирской обл. ниже пос. Елатьма) было заложено, занивелировано и комплексно изучено свыше 60 топоэкологических профилей, сделано свыше 1300 геоботанических описаний, свыше 500 почвенных разрезов и прикопок с определением гранулометрического состава и pH почв.

Методы экологической систематики выделенных типов

Подобно видам в систематике выделенные экологические типы фитоценозов представляют собой исходные единицы для синтеза экологической классификации. В предыдущей работе (Куркин, Левицкая, 1989) были продемонстрированы два различных метода такого синтеза (крупноблочный и рендомизированный), рассмотрены достоинства и недостатки каждого из них. При всех достоинствах рендомизированного метода он не может быть положен в основу построения классификации вследствие своей схематичности. Поэтому в конечном итоге мы приняли комплексный метод классификации — крупноблочное совмещение

ландшафтно-экологических классификаций по частям поймы с рендомизированной координацией экологических типов внутри каждого блока — экологического класса.

Выделяемые экологические классы по возможности идентифицируются с аналогичными внепойменными экологическими классами формаций А.П. Шенникова (1941) и с подклассами классификационной схемы ВНИИ кормов (Классификация..., 1976). Однако выделяемый нами класс аллювиальных лугов аналогов не имеет.

Генеральной экологической осью для классификации служит ось поемности (увлажнения). Однако в класс аллювиальных лугов включены как кратко-, так и долгопоемные типы, поскольку превалирующий фактор аллювиальности в данном классе в известной мере нивелирует различия, связанные с поемностью (различия в степени поемности между таксонами этого класса отражены на уровне групп типов).

Эколого-генетическая классификация

В таблице приведен перечень таксонов классификации, куда вошли 7 экологических классов и 25 экологических типов (некоторые типы разделены на подтипы). Для каждого типа приведены названия исходного ценоза (сенокосная стадия) и основных стадий его пастбищной дигрессии. Бинарная номенклатура для таксонов этой классификации не подходит, так как для придания названиям экологической определенности в большинстве случаев в них приходится включать не 2, а 3 доминанта, а в ряде случаев еще добавлять характерный вид-индикатор. Таким образом, каждое название в общем случае включает в себя 3 доминанта, имеющих наиболее высокое значение верхнего тертиля проективного покрытия, причем последний в названии доминант является основным (имеет наибольшее проективное покрытие).

Из таблицы следует, что при умеренной пастбищной дигрессии (ПД = 4.1—5.0) доминантный состав большинства экологических типов фитоценозов изменяется лишь частично, поэтому они могут быть опознаны даже по доминантам. Однако в некоторой части типов (прежде всего в аллювиальных) состав доминирующих видов изменяется полностью уже при умеренной пастбищной дигрессии.

При интенсивной пастбищной дигрессии (ПД > 5.1) состав доминантов большинства типов полностью изменяется. Исключение составляют лишь те типы, где исходно доминируют устойчивые к выпасу виды, например *Deschampsia caespitosa*. Однако в случае полной смены доминантов по флористическому составу можно уверенно различать типы (при умеренной пастбищной дигрессии) или лишь группы типов (при интенсивной дигрессии).

Характеристика таксонов классификации

КЛАСС ПСАММОФИТНО-ПУСТОШНЫХ (ТОНКОПОЛЕВИЦЕВЫХ) ЛУГОВ

Характерно преобладание индикаторов бедных почв (*Hieracium pilosella, Nardus stricta, Agrostis tenuis* Sibth., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Dianthus deltoides* L.) при участии псаммофилов (*Sedum acre* L., *Berteroa incana* (L.) DC., *Potentilla argentea* L., *Rumex acetosella* L.). Почвы сильнокислые ($pH_{сол}$ = 3.8—5.0; $pH_{водн}$ = 4.7—6.0), бедные доступными формами фосфора и калия. Травостои разрежены (30—50 % проективного покрытия), низкопродуктивны, имеют низкую кормовую ценность и потому подвергаются лишь умеренной пастбищной дигрессии. Приурочены к пологим склонам песчаной боровой террасы и заливаемым песчаным останцам в «карманах» притеррасья, защищенных от аллювиальной деятельность Оки. Аллювиаль-

Эколого-генетическая классификация лугов Окской поймы

Группа типов	№ типа	Тип фитоценоза в стадии пастбищной дигрессии (ПД по шкале Раменского с соавт., 1956)		
		исходной (сенокосной), ПД < 4	умеренной, ПД = 4.1—5.0	интенсивной, ПД > 5.1
КЛАСС ПСАММОФИТНО-ПУСТОШНЫХ ЛУГОВ (Л-3а)*				
Тонкополевицевая	1	Равниннополынно-едкоочитково-тонкополевицевый с лишайниками	Равниннополынно-узколистномятликово-тонкополевицевый с псаммофильными малолетниками	
	2	Тонкополевицево-туидиево-волосистоястребинковый	Едкоочитково-волосистоястребинково-тонкополевицевый Белоусовый	
	3	Белоусовый		
КЛАСС БОЛОТИСТЫХ ОБЕДНЕННЫХ (КРАТКОПОЕМНЫХ) ЛУГОВ (Л-3г)				
Злаково-щучковая	4	Щучково-белоусовый	Белоусово-щучковый	
	5	Красноовсяницево-щучковый	Ползучеклеверно-щучковый	Щучково-кульбабово-ползучеклеверный
Осоково-щучковая	6а	Ситниково-щучковый с фиалкой разнолистной	Черноосоково-щучково-ползучеполевицевый	Черноосоково-пырейно-трехраздельно-чередовый
	6б	Стройноосоково-щучковый	То же	То же
КЛАСС ОСТЕПНЕННЫХ (КРАТКОПОЕМНЫХ) ЛУГОВ				
Серебристолапчатково-едкоочитковая (псаммофитно-остепненная)	7	Серебристолапчатково-едкоочитковый с полынью равнинной и типчаком	Узколистномятликово-серебристолапчатковый	Узколистномятликово-полынково-серебристолапчатковый
	8	Серебристолапчатково-раннеосочково-наземновейниковый с очитком едким	Серебристолапчатково-узколистномятликовый с очитком едким	
Низовозлаково-мелкоразнотравная с астрагалом датским (собственно остепненная)	9	Тысячелистниково-настоящеподмаренниково-типчаковый	Тысячелистниково-пырейно-типчаковый	Птичьегречихово-узколистномятликово-дескурайниевый
	10	Красноовсяницево-настоящеподмаренниково-клубничный	Тысячелистниковоузколистномятликово-красноовсяницевый	Узколистномятликово-птичьегречихово-дескурайниевый
Луговоовсяницево-луговогераниевая (слабо остепненная)	11	Свербигово-луговоовсяницево-луговогераниевый	Ползучеклеверноузколистномятликово-красноовсяницевый	Птичьегречихово-узколистномятликово-дескурайниевый
	12	Луговоовсяницево-узколистномятликово-пырейный с геранью и клубникой	Ползучеклеверно-узколистномятликово-пырейный	Птичьегречихово-узколистномятликовый
КЛАСС АЛЛЮВИАФИЛЬНЫХ ЛУГОВ				
Наземновейниково-кострецовая (краткопоемная)	13	Кострецово-раннеосочково-наземновейниковый	Тысячелистниково-наземновейниково-узколистномятликовый с лапчаткой серебристой	Пастушьесумково-непахучеромашково-дескурайниевый
	14	Кострецовый с бутенем Прескота	Пырейно-дурнишниковый	

Группа типов	№ типа	Тип фитоценоза в стадии пастбищной дигрессии (ПД по шкале Раменского с соавт., 1956)		
		исходной (сенокосной), ПД < 4	умеренной, ПД = 4.1—5.0	интенсивной, ПД > 5.1
Кострецово-канареечниковая (среднепоемная	15	Наземновейниково-высокополынно-кострецовый	Дурнишниково-гусино-лапчатковый	Дурнишниково-гусинолапчатковый
	16	Кострецово-пырейно-канареечниковый	Британскодевясилово-ползучеразнотравно-пырейный	Большеподорожниково-птичьегречиховый
Канареечниковая (умеренно долгопоемная)	17	Канареечниково-высокополынно-ивняковый	Мятово-дурнишниково-ползучеполевицевый	Высокополынно-мятово-гусинолапчатковый
	18	Канареечниковый	Канареечниково-ползучеполевицево-ползучелютиковый	Ползучеразнотравно-ползучеполевицевый
КЛАСС НАСТОЯЩИХ (СРЕДНЕПОЕМНЫХ) ЛУГОВ				
Тимофеевково-пырейная	19	Луговоовсяницево-пырейно-тимофеевковый	Ползучеклеверно-пырейно-щучковый	Большеподорожниково-птичьегречихово-щучковый
	20	Лисохвостно-щучково-пырейный	Ползучеразнотравно-щучковый	Ползучеклеверно-ползучеполевицево-щучковый
КЛАСС БОЛОТИСТЫХ (УМЕРЕННО ДОЛГОПОЕМНЫХ) ЛУГОВ				
Осоково-разнотравная	21	Болотномятликово-ползучелютиково-лисьеосоковый	Ползучелютиково-ползучеполевицевый	Гусинолапчатково-ползучеклеверно-ползучеполевицевый
	22	Таволгово-крупноосоковый с осокой дернистой	Ползучеполевицевый	
КЛАСС БОЛОТНЫХ (ОСОБО ДОЛГОПОЕМНЫХ) ЛУГОВ				
Топянохвощово-стройноосоково-манниковая	23	Ползучелютиково-топянохвощово-мятовый с ситнягом болотным	Ползучеразнотравно-мятовый	Птичьегречихово-ползучеполевицевый
	24	Канареечниково-манниково-стройноосоковый	Ползучеразнотравно-бекманиево-стройноосоковый	
	25	Стройноосоково-манниковый	Ползучеполевицево-манниковый	

Примечание. * Индексы даны по схеме ВНИИ кормов (Классификация..., 1976).

ность практически отсутствует (А = 1—2).[2] Типы составляют экологический ряд — от особо до умеренно краткопоемных лугов.

Тип 1. Равниннополынно-едкоочитково-тонкополевицевый с лишайниками (особо краткопоемный). Индикаторы: *Artemisia campestris* и куртины лишайников (*Cladonia rangiferina* (L.) Web., *Cetraria islandica* (L.) Ach.), а также *Polytrichum piliferum* Schreb.; единично встречается *Cytisus ruthenicus* Fisch. ex Wołoszcz. Характерно обилие *Sedum acre*. Увлажнение сухолуговое (У = 55—63).[3]

[2] А — ступень аллювиальности по шкале Раменского с соавт. (1956).
[3] У — ступень увлажнения по шкале Раменского с соавт. (1956).

Под воздействием выпаса мхи и лишайники выпадают. Интенсивно разрастаются *Agrostis tenuis, Poa angustifolia* L. и *Berteroa incana.* Индикатором особой краткопоемности остается вид *Artemisia campestris*, к которому весной добавляется в массе *Erophila verna* (L.) Bess.

Тип 2. Тонкополевицево-туидиево-волосистоястребинковый (собственно краткопоемный). Экологическим лидером является *Hieracium pilosella.* Характерен также мох *Thuidium abietinum* Brid. Следуя В.И.Василевичу (1988), этот тип можно отнести к пустошам. Однако с учетом компонентов ценоза, носящих луговой характер (*Agrostis tenuis, Poa angustifolia* и др.), а также индекса богатства почвы (Б—З = 7.6—10.8) [4] тип целесообразно отнести к пустошным лугам.

Под влиянием умеренного выпаса исчезают моховый покров и *Carex praecox* Schreb., уменьшается проективное покрытие *Hieracium pilosella*, интенсивно разрастаются *Agrostis tenuis* и *Sedum acre.* Несколько увеличивается участие *Poa angustifolia, Potentilla argentea* и *Achillea millefolium.*

Тип 3. Белоусовый (умеренно краткопоемный). Наблюдается преобладание *Nardus stricta.* На участках, где травостой не используется, отмечается накопление отмерших дерновин *Nardus stricta.* На легких суглинках *Nardus stricta* замещается *Anthoxanthum odoratum* L. В ценозах, где песчаные почвы прикрыты сверху тонким слоем аллювиального суглинка (5—10 см), появляются некоторые элементы остепненных лугов (*Fragaria viridis* Duch., *Filipendula vulgaris* Moench.). Увлажнение влажно-луговое (У = 61—69).

Под влиянием умеренного выпаса господство *Nardus stricta* даже усиливается, но отмерших сухих дерновин не накапливается. Несколько разрастаются *Agrostis tenuis, Achillea millefolium* и *Glechoma hederacea* L.

КЛАСС БОЛОТИСТЫХ ОБЕДНЕННЫХ (КРАТКОПОЕМНЫХ) ЛУГОВ

Индикаторы: *Carex leporina* L., *C. nigra* (L.) Reichard, *Juncus filiformis* L., *J. effusus* L., *Viola epipsila* Ledeb., *Geum rivale* L., *Cardamine pratensis* L., *Polygonum hydropiper* L. Приурочен к зонам выклинивания грунтовых вод у основания склонов надпойменной террасы и коренного берега.

Группа типов злаково-щучковая (сыроватых лугов, У = 68—75).

Тип 4. Щучково-белоусовый (притеррасный, на песчаных почвах). Индикаторы: доминирующие *Nardus stricta* и *Deschampsia caespitosa*, кроме того, *Agrostis tenuis, Luzula pallescens* Sw., *Viola epipsila.*

На неиспользуемых лугах — обилие отмерших, но сохраняющихся в травостое дерновин *Nardus stricta.* Аллювиальность практически отсутствует (А = 1—3). Почвы сильнокислые ($pH_{сол}$ = 3.8—4.5; $pH_{водн}$ = 4.9—5.7).

Под воздействием умеренного выпаса участие *Nardus stricta* явно уменьшается, а разрастаются *Achillea millefolium, Agrostis tenuis, Poa pratensis* L., *Phleum pratense* L., *Festuca pratensis* Huds., *F. rubra* L.

Тип 5. Красноовсяницево-щучковый (приматериковый, на суглинистых почвах). Индикаторы: *Lysimachia nummularia* L., *Alopecurus pratensis* L., *Geum rivale* L., *Ranunculus repens* L. и др. Тип имеет широкую экологическую амплитуду по реакции почвы ($pH_{сол}$ = 3.8—7.4). В связи с этим он может быть разделен на 2 подтипа: ацидофильный ($pH_{сол}$ = 3.8—5.0) с

[4] Б—З — ступень «богатство—засоление» по шкале Раменского с соавт. (1956).

наличием в ценозах таких видов, как *Viola epipsila, Carex leporina, Juncus filiformis*, и нейтрофильный ($pH_{сол}$ = 5.1—7.4), где указанные ацидофилы отсутствуют. Однако под воздействием даже умеренного выпаса ацидофилы выпадают из травостоя; таким образом, различия между подтипами стираются (конвергенция). При этом разрастаются *Trifolium repens, Phleum pratense, Poa pratensis, Taraxacum officinale.*

Под воздействием интенсивного выпаса (ПД > 5.1) усиленно разрастаются *Trifolium repens*, а также *Leontodon autumnalis* L., *Potentilla anserina, Phleum pratense* и *Elytrigia repens* (L.) Nevski. Щучка на всех стадиях пастбищной дигрессии сохраняет свое господствующее положение в ценозе.

Группа типов осоково-щучковая (сырых лугов, У = 77—88). На сенокосных участках представлена 2 типами (6а и 6б), четко различающимися по флористическому составу, почвам и ландшафтной приуроченности.

Тип 6а. Ситниково-щучковый с фиалкой разнолистной (притеррасный). Индикаторы: *Viola epipsila, Juncus filiformis, J. effusus, Carex leporina, Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. Приурочен к сильнокислым ($pH_{сол}$ = = 3.9—4.9) оторфованным песчаным (или маломощно-двуслойным) почвам притеррасья, бедным доступными формами фосфора и калия. Под воздействием даже умеренного выпаса все индикаторы этого типа выпадают. При этом интенсивно разрастаются *Agrostis stolonifera* L. и *Carex nigra.*

Тип 6б. Стройноосоково-щучковый (приматериковый). Индикаторы: *Carex acuta* L., *Geum rivale* и *Phleum pratense.* Приурочен к суглинистым почвам (у оснований коренного берега) со слабокислой или нейтральной реакцией ($pH_{сол}$ = 5.0—7.2), более обеспеченным фосфором и калием. При выпасе разрастаются *Carex nigra* и *Agrostis stolonifera.*

КЛАСС ОСТЕПНЕННЫХ (КРАТКОПОЕМНЫХ) ЛУГОВ

Индикаторы: *Astragalus danicus* Retz., *Bunias orientalis* L., *Campanula glomerata* L., *Centaurea pseudomaculosa* Dobrocz., *Dactylis glomerata* L., *Festuca valesiaca* Gaud., *Knautia arvensis* (L.) Cult., *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin, *Phlomis tuberosa* L., *Seseli libanotis* (L.) Koch, *Scabiosa ochroleuca* L., кроме того, на пастбищах — *Artemisia austriaca* Jacq., *Alyssum desertorum* Stapf., *Carduus nutans* L., *Descurainia sophia* (L.) Webb. ex Prantl, *Draba nemorosa* L., *Lepidium ruderale* L., *Poa bulbosa* L.

Приурочен к повышенным краткопоемным дренированным площадям прирусловой и центральной частей поймы (прирусловые валы, гривы, выровненные массивы высокого уровня). Увлажнение — от лугово-степного до свежелугового (У = 50—67). Класс включает в себя 3 группы типов: серебристолапчатково-едкоочитковую, низовозлаково-мелкоразнотравную и луговоовсяницево-лугово-гераниевую.

Группа типов серебристолапчатково-едкоочитковая (псаммофитно-остепненная). В отличие от псаммофитно-пустошной (тонкополевицевой) приурочена к современным отложениям руслового аллювия, богатым доступными формами фосфора и калия. Реакция почвы варьирует в широких пределах ($pH_{сол}$ = 4.1—7.4; $pH_{водн}$ = 5.8—8.4). Верным видом для данной группы является *Sedum acre.*

Тип 7. Серебристолапчатково-едкоочитковый с полынью равнинной и типчаком (особо краткопоемный). Индикаторы: *Artemisia*

campestris, A. austriaca и *Festuca valesiaca*; единично встречается *Cytisus ruthenicus*. Уже при умеренном выпасе (ПД = 4—5) выпадает *Artemisia campestris*, а разрастаются типчак и полынок. При интенсивном выпасе выпадают очиток едкий и типчак, а разрастаются лапчатка серебристая, полынок и мятлик узколистный.

Тип 8. Серебристолапчатково-раннеосочково-наземновейниковый с очитком едким (умеренно краткопоемный). Индикаторы: обильно растущие *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth и *Carex praecox* при отсутствии индикаторов особой краткопоемности (см. тип 7). Аллювиальность — от очень слабой до умеренной (А = 1—4). В последнем случае в ценозе единично появляются такие аллювиафилы, как *Petasites spurius* (Retz.) Reichenb., *Artemisia procera* Willd., *Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin. При умеренном выпасе из ценоза выпадает *Calamagrostis epigeios*, изреживается *Carex praecox* и интенсивно разрастается *Poa angustifolia*. При интенсивном выпасе он получает преобладание.

Группа типов низовозлаково-мелкоразнотравная с астрагалом датским (собственно остепненная). Индикаторы: *Astragalus danicus, Plantago media* L., *Trifolium montanum* L., *Koeleria delavignei, Filipendula vulgaris*. Почвы двуслойные, суглинисто-песчаные: сверху находится слой аллювиального суглинка (менее 50 см), ниже — песчаный аллювий. В ценозе наряду с вышеперечисленными индикаторами встречаются в небольшом обилии как псаммофилы (прежде всего *Potentilla argentea* и *Berteroa incana*), так и лемнофилы (*Festuca pratensis, Thalictrum minus* L., *Seseli libanotis* и др.).

Тип 9. Тысячелистниково-настояще подмаренниково-типчаковый (особо краткопоемный). Экологический лидер — типчак (*Festuca valesiaca*). Характерна встречаемость индикаторов особой краткопоемности (*Artemisia campestris, Astragalus cicer* L., *Scabiosa ochroleuca, Coronilla varia* L.). Аллювиальность очень слабая (А = 1—2). Реакция почвы варьирует в широких пределах ($pH_{сол}$ = 4.7—7.0; $pH_{водн}$ = 5.6—8.4).

При умеренном выпасе из ценоза выпадает *Galium verum* L.. а разрастаются *Achillea millefolium, Elytrigia repens* и *Poa pratensis*. При более интенсивном выпасе из травостоя выпадает и типчак, а преобладание получают мятлик узколистный и дескурайния (*Descurainia sophia*). При сбое господствует спорыш (*Polygonum aviculare* L.s.l.).

Тип 10. Красноовсяницево-настояще подмаренниково-клубничный (умеренно краткопоемный). От предыдущего типа отличается отсутствием типчака. Наиболее характерны *Astragalus danicus, Koeleria delavignei* и *Trifolium montanum*. Аллювиальность — от очень слабой до умеренной (А = = 1—4). Можно выделить подтипы: а) с участием псаммофила *Berteroa incana*, индицирующего малую мощность верхнего суглинистого слоя (до 25—30 см); б) с участием лемнофила *Geranium pratense* L., индицирующего бóльшую мощность суглинистого слоя.

Тип имеет широкую амплитуду по реакции почвы ($pH_{сол}$ = 3.7—7.3; $pH_{водн}$ = 5.1—8.1). Нейтрофильная разность индицируется обилием *Medicago falcata* и *Thalictrum minus*. Эта разность приурочена к прируслово-центральной зоне и особенно характерна для Рязанского расширения Окской поймы. Индикаторы ацидофильной разности: *Polygala comosa* Schkuhr., *Plantago lanceolata* L. и *Agrostis tenuis*, а также обильно растущая *Filipendula vulgaris*. Эта разность приурочена к притеррасно-центральной зоне и особенно характерна для Ижевского и Окско-Мокшинского расширений Окской поймы.

Под воздействием умеренного выпаса из ценозов выпадают *Fragaria viridis* и *Galium verum*, а разрастаются *Festuca rubra, Achillea millefolium* и *Poa angustifolia*.

При более интенсивном выпасе (ПД = 5.1—6.0) явное преобладание имеет *Poa angustifolia.* При еще более интенсивном выпасе (ПД = 6.1—7.0) разрастаются *Elytrigia repens* и однолетние сорняки (*Lepidium ruderale, Capsella bursa pastoris* (L.) Medic., *Descurainia sophia* и *Matricaria perforata* Merat.). Для нейтрофильной разности характерен также *Carduus nutans.* Наконец при сбое (ПД = 7.1—8.0) господствует *Polygonum aviculare* s.l. (с примесью *Achillea nobilis* L. и др.).

Группа типов луговоовсяницево-луговогераниевая (слабо остепненная). Приурочена к аллювиальным суглинкам (мощность суглинистого слоя > 50 см). Экологическое ядро видов этой лемнофильной группы составляют *Geranium pratense, Festuca pratensis, Vicia cracca* L., *Dactylis glomerata, Campanula glomerata, Seseli libanotis* и др. Аллювиальность — от слабой до умеренной (А = 2—4.5).

Тип 11. Свербигово-луговоовсяницево-луговогераниевый (особо краткопоемный). Индикаторы: *Bunias orientalis, Knautia arvensis, Centaurea scabiosa* L., *Phlomis tuberosa.* Характерен для Дединовского расширения Окской поймы. Ниже по течению р. Оки (в Ижевском и Окско-Мокшинском расширениях) практически не встречается. Характерна нейтральная реакция почвы ($pH_{сол}$ = = 5.1—7.7).

Под воздействием умеренного выпаса основные доминанты-эдификаторы типа (свербига, герань, овсяница луговая) сохраняются, хотя их покрытие и уменьшается. Разрастаются *Festuca rubra, Poa angustifolia* и *Trifolium repens.* При интенсивном выпасе преобладает *Poa angustifolia*, а при сбое — *Polygonum aviculare* s.l.

Тип 12. Луговоовсяницево-узколистномятликово-пырейный с геранью луговой и клубникой (умеренно краткопоемный). От предыдущего типа отличается отсутствием *Bunias orientalis* и других лемнофильных индикаторов особой краткопоемности. Реакция почвы — от сильнокислой до слабощелочной ($pH_{сол}$ = 4.0—7.3; $pH_{водн}$ = 5.2—8.1). При $pH_{сол}$ < 5 обильно растут *Filipendula vulgaris, Centaurea jacea* и *Genista tinctoria,* а при $pH_{сол}$ > 5 — *Medicago falcata, Thalictrum minus, Seseli libanotis* и *Dactylis glomerata.*

Под воздействием умеренного выпаса разрастаются *Poa angustifolia* и *Trifolium repens,* а выпадают *Galium verum, Ceranium pratense* и *Fragaria viridis.* При более интенсивном выпасе преобладание получает *Poa angustifolia*, а при сбое — *Polygonum aviculare* s.l.

КЛАСС АЛЛЮВИАФИЛЬНЫХ ЛУГОВ

Характеризуется преобладанием в ценозах длиннокорневищных злаков и отсутствием рыхлокустовых, а также наличием тех или иных аллювиафилов-индикаторов деятельных аллювиальных процессов (*Cenolophium denudatum, Artemisia procera, Chaerophyllum prescotti* DC., *Petasites spurius, Xanthium strumarium* L., *Calystegia sepium* (L.) Br.). В основном приурочен к прирусловой части поймы. Реакция почвы циркумнейтральная.

Группа типов наземновейниково-кострецовая (краткопоемная). Характерно наличие в ценозах наряду с аллювиафилами тех или иных индикаторов краткопоемности.

Тип 13. Кострецово-раннеосочково-наземновейниковый (почвы обратно-двуслойные). Индикаторы: *Calamagrostis epigeios, Carex praecox, Medicago falcata, Galium verum, Potentilla argentea* (при умеренном участии *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub). Приурочен к средневысоким (умеренно крат-

копоемным) подмывным берегам на поворотах русла Оки, которая в годы высоких паводков выбрасывает из русла песок, погребая под ним суглинистую почву бывшей центральной части поймы. В годы малых паводков песок из русла не выбрасывается и идет процесс зацелинения песчаных отложений. Поэтому аллювиальность варьирует во времени от слабой до сильной (А = 2.5—5.5).

Под воздействием умеренного выпаса *Calamagrostis epigeios* и *Medicago falcata* сохраняются, *Carex praecox* и *Bromopsis inermis* изреживаются, *Poa angustifolia* и *Achillea millefolium* интенсивно разрастаются. Под воздействием более интенсивного выпаса (ПД > 5.1) все исходные виды (за исключением *Elytrigia repens*) изреживаются, а разрастаются однолетние сорняки (*Capsella bursa pastoris, Matricaria perforata, Descurainia sophia* и *Polygonum aviculare* s.l.).

Тип 14. Кострецовый (слоистый, активно аллювиальный, А = 5—8). Индикаторы: преобладающий *Bromopsis inermis* с примесью таких краткопоемных аллювиафилов, как *Chaerophyllum prescotti, Cenolophium denudatum* и *Tanacetum vulgare* L.

Под влиянием даже умеренного выпаса *Bromopsis inermis* выпадает из ценоза, на его месте разрастаются *Elytrigia repens* и *Xanthium strumarium.*

Группа типов кострецово-канареечниковая (среднепоемная). Индикаторы: обильно растущие среднепоемные и умеренно долгопоемные аллювиафилы (*Artemisia procera, Petasites spurius, Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert и др.) при отсутствии или единичной встречаемости краткопоемных аллювиафилов. Увлажнение от влажно- до сыролугового (У = 67—79). Аллювиальность высокая (А = 5—10).

Тип 15. Наземновейниково-высокополынно-кострецовый (песчаный). Индикаторы: *Petasites spurius, Artemisia procera, Calamagrostis epigeios.* Приурочен к склонам активно нарастающих песчаных прирусловых валов. Под воздействием умеренного выпаса доминирующие злаки (*Calamagrostis epigeios* и *Bromopsis inermis*) изреживаются, а разрастаются *Elytrigia repens* и *Potentilla anserina.* Кроме того, появляется *Xanthium strumarium.* При более интенсивном выпасе преобладают *Potentilla anserina* и *Xanthium strumarium.*

Тип 16. Кострецово-пырейно-канареечниковый (суглинистый). Индикаторы: содоминирующие *Bromopsis inermis, Elytrigia repens* и *Phalaroides arundinacea* при участии *Galium rubioides* L., *Urtica dioica* L., *Rubus caesius* L., *Vicia cracca* (аллювиафильные индикаторы суглинистых почв).

Под воздействием даже умеренного выпаса кострец и канареечник выпадают, разрастаются *Inula britannica* L. и *Ranunculus repens.* При более интенсивном выпасе выпадают почти все виды и разрастается *Polygonum aviculare* s.l. При сбое к нему присоединяется *Plantago major.*

Группа типов канареечниковая (умеренно долгопоемная). Индикаторы: обильно растущий канареечник при отсутствии костреца, а также *Salix triandra* L., *Calystegia sepium* и *Achillea cartilaginea* Ledeb. Увлажнение сыролуговое (У = 79—89). Аллювиальность А = 5—10.

Тип 17. Канареечниково-высокополынно-ивняковый (песчаный). Характерны *Artemisia procera, Salix triandra, Mentha arvensis* L., *Petasites spurius*, при выпасе — *Xanthium strumarium.* Тип представляет собой песчаные пляжи выпуклых намывных берегов с пионерными стадиями зарастания ивняками. $pH_{сол}$ = 5.1—7.6; $pH_{водн}$ = 6.6—7.9. При умеренном выпасе канареечник изреживается, разрастаются *Agrostis stolonifera, Xanthium strumarium* и *Mentha arvensis*, а при более интенсивном — *Potentilla anserina.*

Тип 18. Канареечниковый (суглинистый). Для исходного (косимого) состояния характерно полное преобладание мощно развитого *Phalaroides arundinacea* с участием *Ranunculus repens, Alopecurus pratensis, Vicia cracca, Symphytum officinale* L. Индикаторы песчаных аллювиев, характерные для предыдущего типа, отсутствуют. Луга данного типа наиболее высокоурожайные, но дают грубое сено. Поэтому их целесообразно использовать для заготовки сенажа.

Под влиянием даже умеренного выпаса канареечник сильно изреживается. При этом разрастаются *Ranunculus repens, Agrostis stolonifera* и *Beckmannia eruciformis* (L.) Host. При более интенсивном выпасе изреживаются почти все виды, за исключением *Agrostis stolonifera.*

КЛАСС НАСТОЯЩИХ (СРЕДНЕПОЕМНЫХ) ЛУГОВ

Класс представлен тимофеевково-пырейной группой типов. В противоположность предыдущему классу характеризуется обилием таких рыхлокустовых злаков, как *Phleum pratense* и *Festuca pratensis.* Характерны участие *Glechoma hederacea* L., *Lysimachia nummularia* L., *Ranunculus acris* L., *R. auricomus* L., *Lathyrus pratensis* L., *Centaurea jacea, Kadenia dubia* (Schkuhr.) Lavrova et Tichom. и других среднепоемных индикаторов слабой аллювиальности (А = 2—4.5), а также отсутствие индикаторов краткопоемности. Типы дифференцируются по градиенту «поемность—увлажнение».

Тип 19. Луговоовсяницево-пырейно-тимофеевковый (собственно среднепоемный). Увлажнение влажнолуговое (У = 67—75). Индикаторы: доминирующие *Festuca pratensis* и *Phleum pratense*; встречаются такие виды, как *Galium verum* и *Achillea millefolium*, более характерные для краткопоемных лугов. К этому типу относятся лучшие сенокосы Окской поймы. Тип встречается в диапазоне $pH_{сол}$ = 4.7—6.1.

Под влиянием выпаса разрастаются *Deschampsia caespitosa* и *Trifolium repens.* При более интенсивном выпасе к ползучему клеверу присоединяется гусиная лапка. При сбое разрастаются *Polygonum aviculare* s.l. и *Plantago major.*

Тип 20. Лисохвостно-щучково-пырейный (удлиненно среднепоемный). Увлажнение — сыроватое (У = 73—78). Индикаторы: доминирующие *Alopecurus pratensis, Elytrigia repens* и *Deschampsia caespitosa*; неустойчивые *Phleum pratense* и *Festuca pratensis* (в периоды малых паводков они разрастаются, а в годы с затяжными паводками сильно изреживаются). Характерны участие видов умеренно долгопоемных лугов (*Ranunculus repens, Carex vulpina* L., *Poa palustris* L., *Phalaroides arundinacea*), а также отсутствие *Galium verum* и *Achillea millefolium.* Тип встречается в диапазоне $pH_{сол}$ = 4.0—6.5.

Исходный ценоз устойчив к выпасу. С повышением интенсивности выпаса увеличивается участие в травостое щучки, разрастаются клевер ползучий и полевица стелющаяся. Лишь на стадии сбоя (ПД = 6.1—7.0) появляются в небольшом количестве *Plantago major* и *Polygonum aviculare* s.l.

КЛАСС БОЛОТИСТЫХ (УМЕРЕННО ДОЛГОПОЕМНЫХ) ЛУГОВ

Класс представлен осоково-разнотравной группой типов. Увлажнение сыролуговое (У = 80—88). В противоположность аллювиафильным умеренно долгопоемным лугам характеризуется обилием осок и отсутствием (или малым обилием) канареечника. Аллювиальность — от слабой до умеренной (А = 2—4.5).

Тип 21. Болотномятликово-ползучелютиково-лисьеосоковый (умеренно аллювиальный, А = 3—4.5). Характерно содоминирование конкурентно слабых видов (*Poa palustris, Ranunculus repens, Carex vulpina,*

Beckmannia eruciformis, Elytrigia repens). Встречается в центральной части поймы. $pH_{сол}$ = 4.5—6.1.

При умеренной пастбищной дигрессии изреживаются *Carex vulpina* и *Poa palustris*; разрастаются *Ranunculus repens* и *Agrostis stolonifera.* При более интенсивном выпасе (ПД = 5.1—6.0) *Ranunculus repens* изреживается, а на его месте разрастается *Trifolium repens.* При сбое (ПД = 6.1—6.0) начинают преобладать *Plantago major* и *Potentilla anserina.*

Тип 22. Таволгово-крупноосоковый (слабо аллювиальный, А = = 2—3). Индикаторы: содоминирующие *Filipendula ulmaria, Carex acuta* и *C. vesicaria* L. Характерна единичная встречаемость тех или иных гидрофильных индикаторов слабой аллювиальности (*Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, *Carex caespitosa* L., *Galium uliginosum* L., *Juncus filiformis, Scrophularia nodosa* L., *Thalictrum lucidum* L., *Equisetum palustre* L.).

Под влиянием даже умеренного выпаса (ПД = 4.1—5.0) все доминирующие виды изреживаются, а разрастаются *Agrostis stolonifera, Ranunculus repens, Deschampsia caespitosa* и местами *Scirpus sylvaticus* L. Тип приурочен к притеррасной части поймы.

КЛАСС БОЛОТНЫХ (ОСОБО ДОЛГОПОЕМНЫХ) ЛУГОВ

Класс представлен топянохвощово-стройноосоково-манниковой группой типов. Увлажнение — от болотно-лугового до болотного (У = 89—101). Индикаторы: *Alisma plantago-aquatica* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir.; *Butomus umbellatus* L., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Glyceria maxima* (C.Hartm.) Holmb., *Equisetum fluviatile* L., *Cicuta virosa* L., *Iris pseudacorus* L., *Leersia orysoides* (L.) Sw. Экологическими факторами, дифференцирующими типы, являются степень аллювиальности и степень переменности увлажнения.

Тип 23. Ползучелютиково-топянохвощово-мятовый (прирусловый). Деятельно аллювиальный (А = 6—7.5). Режим увлажнения сильно переменный (ПУ = 12—13).[5] Индикаторы: содоминирующие конкурентно слабые виды (*Mentha arvensis, Eleocharis palustris* (L.) R.Br., *Equisetum fluviatile, Ranunculus repens*).

Под влиянием умеренного выпаса разрастаются *Ranunculus repens* и *Agrostis stolonifera.* При интенсивном выпасе вместо *Ranunculus repens* разрастается *Polygonum aviculare* s.l.

Тип 24. Канареечниково-манниково-стройноосоковый (старичный). Деятельно аллювиальный (А = 5—7). Режим увлажнения умеренно переменный (ПУ = 9—12). Индикаторы: преобладающий вид *Carex acuta* при умеренном участии *Phalaroides arundinacea* и *Glyceria maxima.* Почвы слабокислые ($pH_{сол}$ = 4.7—6.1; $pH_{водн}$ = 5.0—7.0). Приурочен к заболоченным берегам старичных озер и особо долгопоемным межгривным понижениям в центральной части поймы.

Даже при умеренном выпасе все основные компоненты изреживаются, а разрастаются *Beckmannia eruciformis, Ranunculus repens* и *Agrostis stolonifera.*

Тип 25. Стройноосоково-манниковый (притеррасный). Аллювиальность слабая (А = 2—4). Режим увлажнения — от переменно-обеспеченного до умеренно переменного (ПУ = 8—11). Индикаторы: преобладающий *Glyceria maxima* при умеренном участии *Carex acuta* и *C. vesicaria.* Реакция почвы —

---

[5] ПУ — ступень переменности увлажнения по шкале Раменского с соавт. (1956).

от сильнокислой до нейтральной ($pH_{сол}$ = 3.7—6.7; $pH_{водн}$ = 4.9—7.5). Приурочен к долгопоемным низинам притеррасной части поймы.

Под воздействием даже умеренного выпаса основные компоненты ценоза изреживаются, а разрастается *Agrostis stolonifera*.

Заключение

Кардинальная особенность выделенных 25 экологических типов луговых фитоценозов Окской поймы — их многомерная системная определенность: экологическая, ценотическая, флористическая, ландшафтная. Экологические типы луговых фитоценозов — это реально существующие системные объекты, которые благодаря своей многомерности могут быть опознаны в любых своих даже сильно деформированных пастбищных модификациях. Важно и то, что именно экологический подход позволяет реализовать генетический принцип в классификации — дифференцировать стадии антропогенных сукцессий по узловым типам фитоценозов.

Разработанная нами экологическая классификация лугов Окской поймы рассматривается в качестве фрагмента эколого-генетической синтаксономии всего лугового типа растительности. Такого рода синтаксономия может иметь большое теоретическое и прикладное значение, ибо она позволяет: 1) использовать экологические типы исходных фитоценозов и стадии их пастбищной дигрессии в качестве реальных и легко опознаваемых объектов, к которым можно надежно и однозначно привязывать результаты всех исследований лугов и всех опытов по их улучшению, использованию и охране; 2) дать на основе такой систематизации наших знаний рекомендации по эксплуатации не вообще, а строго дифференцированно — с полным учетом специфики каждого типа и его основных модификаций; 3) принять выделенные экологические типы за основу при отборе в природе эталонных участков для ведения мониторинга лугов (такая работа нами проводится в настоящее время); 4) проанализировать ход пастбищной дигрессии каждого экологического типа луга и на этой основе выявить реальные закономерности пастбищных сукцессий, типы и степень устойчивости исходных фитоценозов, закономерности пастбищной конвергенции фитоценозов; 5) провести на основе этой классификации комплексную экологическую инвентаризацию лугов Окской поймы (эта работа начата в 1991 г. совместно с Рязанским предприятием «Центргипрозем»; 6) составить детальные и системно обоснованные карты восстановленной растительности.

Однако, для того чтобы все это реализовать, необходимо составление ключей-определителей, с помощью которых можно было бы быстро, легко и точно определять экологический тип луга по данным геоботанических описаний или прямо в поле, причем независимо от степени пастбищной дигрессии. В связи с этим следующая наша работа будет посвящена методике разработки таких ключей для определения приведенных в настоящем сообщении типов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехин В.В. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии // Сов. ботаника. 1935. № 5. С. 21—34. — *Василевич В.И.* Боровые пустоши северо-запада РСФСР, их динамика и положение в классификации растительности // Растительный покров антропогенных местообитаний. Ижевск: Изд-во Удмуртск. гос. ун-та, 1988. С. 121—130. — *Классификация* сенокосов и пастбищ по природным зонам СССР. М.: ВНИИ кормов, 1976. 36 с. — *Куркин К.А.* О принципах естественной классификации луговых биогеоценозов // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 11. С. 1523—1535. — *Куркин К.А.* Роль экологических, ценотических, антропогенных и ландшафтно-исторических факторов в определении состава галофитных ценозов Барабинской лесостепи // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72. Вып. 6. С. 68—79. — *Куркин К.А.* Опыт экологической классификации растительности пойменных

лугов. Обоснование ландшафтно-экологических классификаций (по частям поймы) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1605—1616. — *Куркин К.А.* Экологическая классификация пойменных лугов // Вестн. с.-хоз. науки. 1988. № 8. С. 24—31. — *Куркин К.А.* Фитоценотическая конкуренция. Влияние конкуренции на экотопическое распределение видов // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 614—626. — *Куркин К.А.* Принципы и значение экологической систематики стадий пастбищной дигрессии луговых экосистем // Устойчивость травяных экосистем к антропогенным воздействиям. Тез. докл. Фрунзе, 1990. С. 29. — *Куркин К.А., Левицкая Г.Е.* Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Разработка единой экологической классификации на основе синтеза ландшафтно-экологических классификаций (по частям поймы) // Бот. журн. 1989. Т. 84. № 3. С. 373—387. — *Определитель* растений Мещеры / Под ред. В.Н.Тихомирова. М.: Изд-во МГУ, 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с. — *Раменский Л.Г.* Об экологическом изучении и систематизации группировок растительности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1953. Т. 58. Вып. 1. С. 35—54. — *Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с. — *Шенников А.П.* Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 510 с.

Мединовская опытная станция
по пойменному луговодству ВНИИ кормов
Московская обл.

Получено 7 VI 1991

SUMMARY

The leading synfactor ecological axes of the differentiation of meadow vegetation are revealed for each landscape ecological part of a flood-plain, e.g. the central, river side and terrace. The ordination of hay-meadows is carried out along these axes; they are also used to distinguish the ecological borders, which are treated as boundaries between ecological types of phytocoenoses. The boundaries are further specified using methods of «the ecological leader» or «the ecological core of conjugate species». The genetic principle is realized by binding of pasture modifications to the corresponding types of hay-meadows based exclusively on the ecological characteristics of these modifications. There are 25 ecological types according to the classification; the types are united into the groups of types and ecological classes, which are analogous to the classes of formations distinguished by A.P.Shennikov (except for alluvial meadows, which have no analogs). Each type is presented by the original (haying) stage, the stage of the moderate pasture digression and the stage of the intensive pasture digression. Each type and the stage of its digression are characterized in the article.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.992 : 581.331.2

В.Ф.Тарасевич, К.К.Шрестха

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О ПОЛОЖЕНИИ РОДА *OSTROWSKIA* В СЕМЕЙСТВЕ *CAMPANULACEAE*

V. F. TARASEVICH, K. K. SHRESTHA. PALYNOLOGICAL DATA ON THE POSITION OF THE GENUS *OSTROWSKIA* WITH IN THE *CAMPANULACEAE* FAMILY

Исследованы пыльцевые зерна рода *Ostrowskia* и близких родов *Cyananthus, Leptocodon, Codonopsis, Platycodon* с использованием СМ, СЭМ и ТЭМ. Показано, что *Ostrowskia* обладает совокупностью морфологических признаков, присущих лишь этому роду: крупными размерами, сильно сплющенной формой пыльцевых зерен и своеобразной скульптурой поверхности. Эти черты внешней морфологии дополняются еще одним важным признаком, обнаруженным нами при изучении ультратонкого строения слоев, слагающих оболочку, а именно редукцией подстилающего слоя. Все эти особенности свидетельствуют об изолированном положении рода в сем. *Campanulaceae* и подтверждают мнение систематиков о выделении рода *Ostrowskia* в самостоятельную трибу.

Ostrowskia Regel — монотипный эндемичный род, единственный вид которого — *O. magnifica* Regel произрастает в настоящее время в горных районах Средней Азии и Афганистана. Это высокое многолетнее травянистое растение с клубневидно утолщенным корнем. Благодаря красоте цветков и необычному облику оно введено в культуру.

Род привлекает к себе внимание необычным для семейства строением пыльцевых зерен, которые выделяются крупными размерами, сильно сплющенной формой и своеобразной скульптурой поверхности.

Некоторые сведения о морфологии пыльцы *Ostrowskia* имеются в работах Е.М.Аветисян (1967, 1986, 1988) и A.Dunbar (1975), исследовавших сем. *Campanulaceae* с палинологической точки зрения. Пыльцевые зерна *Ostrowskia magnifica* 5—7-апертурные, сплющенно-сфероидальные, крупные, 49—70 × 110—126 мкм, в очертании с полюса 5—7-угольные, с экватора узкоэллиптические. Апертуры поровидные, вытянуто-овальные, 24×6 мкм. Экзина в области мезокольпиумов 1.9 мкм толщ., а на полюсах утолщается до 2.4—3.5 мкм. Скульптура бородавчатая, бородавки диморфные: основной рисунок образуют мелкие, варьирующие в размерах бородавки, рыхло расположенные, иногда соприкасающиеся друг с другом и образующие небольшие группы или чаще свободно стоящие; на их фоне наблюдаются регулярные, редко рассеянные, одинаковые по размеру, крупные, около 2 мкм в диам., бородавки в виде шаровидных образований (табл. I; *1,2,5,7*).

Основываясь на результатах собственных исследований, а также предыдущих авторов (Аветисян, 1967, 1986, 1988; Dunbar, 1975, 1984), можно констатировать, что по строению пыльцевых зерен *Ostrowskia* среди родов сем. *Campanulaceae* выделяется в особый тип. Основанием для такого утверждения является совокупность таких признаков, как крупные размеры пыльцевых зерен, сильно сплющенная форма и своеобразная скульптура поверхности, не обнаруженных ни у одного из других родов *Campanulaceae*. Эти черты внешней морфологии

пыльцевых зерен дополняются еще одним очень важным, на наш взгляд, признаком — отсутствием подстилающего слоя, выявленным нами при изучении особенностей структуры слоев, слагающих оболочку.

Аветисян (1988), используя в качестве основного таксономического признака при типификации материала строение и число апертур, включила род *Ostrowskia* вместе с родами *Leptocodon, Codonopsis* и *Cyananthus* в первую палиногруппу. В составе этой палиногруппы были выделены 2 типа — Cyananthus и Ostrowskia, что представляется нам вполне справедливым. Однако если принять во внимание не только строение апертур, их число и размеры, но еще и целый ряд других признаков, таких как размеры пыльцевых зерен, их форма и характер скульптуры поверхности, то можно обнаружить, что род *Ostrowskia* занимает весьма обособленное положение в этой группе и в целом в сем. *Campanulaceae.*

В результате проведенного нами сравнительно-морфологического исследования ультратонкого строения слоев экзины пыльцевых зерен *Ostrowskia, Codonopsis, Leptocodon* и *Platycodon* подтвердилась обособленность рода *Ostrowskia* в сем. *Campanulaceae.* На срезах через оболочку пыльцевого зерна выявлено 2-слойное строение эктэкзины, состоящей из покрова и колумелл при полном отсутствии подстилающего слоя. Стратиграфически его место занимает довольно мощная, слабо ламеллятная эндэкзина, на первой ламелле которой располагаются основания колумелл (табл. I, *3*). Покров сильно перфорированный, состоит из овальных, вытянутых в радиальном направлении головок колумелл, весьма рыхло расположенных и почти не соприкасающихся друг с другом. На их фоне изредка наблюдаются крупные скульптурные элементы — глобулы, поддерживаемые несколькими колумеллами. В СЭМ они выглядят как крупные бородавки (табл. I, *3*; II, *5*).

При сравнении ультратонких особенностей экзины *Ostrowskia, Cyananthus* и *Leptocodon* выявлены принципиальные различия в строении эктэкзины, прослеженные в ТЭМ. Прежде всего у 2 последних родов экзина дифференцирована на 3 слоя — тектума, колумелл и, что особенно важно, хорошо развитого подстилающего слоя, в то время как у *Ostrowskia* этот слой полностью отсутствует. Кроме того, обнаруживаются различия и в строении тектума. У *Cyananthus* и *Leptocodon* тектум представлен относительно монолитным слоем, состоящим из слившихся головок колумелл, который лишь изредка пересечен каналами — перфорациями (табл. II, *2,4*). У *Ostrowskia* тектум очень сильно перфорирован, поэтому отчетливо различимы округлые или чаще овальные головки колумелл. Различия наблюдаются и в строении самих колумелл. У *Ostrowskia* колумеллы довольно тонкие, более или менее одинаковые по толщине, палочковидные; у *Cyananthus* и несколько в меньшей степени у *Leptocodon* они мощные, более тонкие в средней части, а по направлению к покрову и подстилающему слою утолщающиеся (табл. II, *4*).

Определенное сходство наблюдается в ультраструктуре экзины родов *Ostrowskia* и *Codonopsis*, в частности в строении тектума, также дифференцированного, и в строении колумелл, ровных палочковидных (табл. II, *1*). Однако наличие подстилающего слоя у *Codonopsis* и отсутствие его, как уже отмечалось выше, у *Ostrowskia* не позволяют сближать эти роды.

Положение *Ostrowskia* в сем. *Campanulaceae* все еще остается дискуссионным. Впервые Ан.А.Федоров (1957) выделил его по признакам макроморфологии в самостоятельную трибу *Ostrowskieae*, что было поддержано Р.В.Камелиным (1973), а позже на основании изучения строения плодов колокольчиковых — и А.А.Колаковским (1991). Эмбриологические исследования этого рода также свидетельствуют об его обособленности (Камелина, Жинкина, 1989). Однако это мнение разделяют не все исследователи. В частности, в новейшей «Системе магнолиофитов» А.Л.Тахтаджян (1987) не признает самостоятельности трибы

Ostrowskieae, а включает род *Ostrowskia* вместе с *Platycodon* и другими родами в другую трибу — *Platycodoneae.*

В связи с этим особый интерес представляет изученное нами в СМ, СЭМ и ТЭМ строение пыльцевых зерен единственного вида рода *Platycodon* — *P. grandiflorum* (Jacq.) A.DC. Пыльцевые зерна его 5—6-бороздно-оровые сплющенно-сфероидальные, довольно крупные, 50×60—66 мкм; в очертании с полюса 5—6-угольные, с экватора эллиптические. Борозды широкие, короткие, оры крупные, округлые. Экзина 2.1 мкм, одинаковой толщины на полюсе и на экваторе. Скульптура перфорированно-морщинистая, шипиковатая (табл. II,*3*). Таким образом, по характеру скульптуры экзины *P. grandiflorum* и *Ostrowskia magnifica* принципиально различаются. Они относятся к 2 разным типам. Между тем в строении слоев экзины наблюдается определенное сходство. Оно проявляется в перфорированном тектуме, состоящем из очень сходных по форме, вытянутых головок колумелл, палочковидных и относительно длинных (табл. II,*1*). Эктэкзина характеризуется полной (*Ostrowskia*) или частичной (*Platycodon*) редукцией подстилающего слоя.

Таким образом, результаты анализа ультраструктурных особенностей экзины и ее стратификация свидетельствуют о более близком родстве *Ostrowskia* с родом *Platycodon*, чем с родами *Cyananthus, Leptocodon* и *Codonopsis.* Наряду с этим *Ostrowskia* и *Platycodon* являются более продвинутыми в эволюционном отношении по сравнению с перечисленными родами, в пользу чего свидетельствуют небольшое число апертур (5—7), бороздно-оровый тип их у *Platycodon* и поровидный у *Ostrowskia* в отличие от более примитивных 7—10-бороздных пыльцевых зерен у *Cyananthus, Leptocodon, Codonopsis.*

Несомненный интерес в эволюционном аспекте представляет строение апертур у *Ostrowskia*, которые трактуются как бороздные (Аветисян, 1967). Однако тщательное изучение пыльцевых зерен этого рода, как необработанных, так и ацетолизированных, привело нас к заключению, что, несмотря на довольно крупные размеры апертур, их можно рассматривать, скорее, как поровидные, чем бороздные. Подобные апертуры крупные, вытянуто-овальные и, по-видимому, являются переходными от бороздных апертур типа Cyananthus к поровым типа Campanula.

На основе сравнительного изучения пыльцы представителей 5 родов сем. *Campanulaceae*, выполненного с использованием СМ, СЭМ и ТЭМ, можно предположить 2 линии эволюции апертур в этой группе: 1) от многобороздных пыльцевых зерен типа Cyananthus в направлении уменьшения числа борозд, сильного укорачивания их и превращения в поры, как это наблюдается у *Ostrowskia*, у которого короткие поровидные апертуры являются переходными к порам; 2) от исходного типа Cyananthus через редукцию числа борозд и усложнение их к бороздно-оровому типу Platycodon. Дальнейшая полная редукция борозды и преобразование оры в пору приводят также к образованию более совершенного порового типа. Следовательно, конечным результатом эволюции является наиболее продвинутый поровый тип, и самый короткий путь для его достижения — первый, представленный укорачиванием борозд и превращением их в поры.

Однако, несмотря на выявленный в роде *Ostrowskia* поровидный тип апертур, являющийся переходным от более примитивного бороздного к более продвинутому поровому, эта потенциальная возможность перехода не была реализована. Редукция подстилающего слоя и своеобразный характер скульптуры, не обнаруженные ни у одного из остальных изученных родов семейства, характеризуют род *Ostrowskia* как весьма специализированный и обособленный. К этому выводу нас приводит анализ ультратонких срезов, полученных нами для группы Cyananthus и Dunbar (1975, 1984) для родов *Githopsis, Jasione, Asyneuma* и *Adenophora*, входящих в разные трибы *Campanulaceae*, которые демонстрируют наличие отчетливо выраженного подстилающего слоя. Поэтому, исходя из палино-

логических данных, род *Ostrowskia* следует рассматривать как боковую линию в эволюции семейства.

Таким образом, анализ особенностей пыльцевых зерен родов, объединяемых на основании строения апертур в группу Cyananthus, куда входит и род *Ostrowskia*, а также рода *Platycodon*, близкого к *Ostrowskia* по макроморфологии, свидетельствует о гетерогенности этой группы и позволяет определить место *Ostrowskia* в сем. *Campanulaceae*. Самыми примитивными в этой группе являются роды *Cyananthus* и *Leptocodon*, имеющие слабо дифференцированный тектум и перфорированно-шипиковатую скульптуру. Более продвинутыми признаками характеризуется род *Codonopsis* с дифференцированным тектумом и перфорированно-морщинистой с шипиками скульптурой, обнаруженной у более высокоорганизованных родов семейства, таких как, например, *Campanula*. Самый высокий эволюционный уровень среди них занимает род *Platycodon*, включаемый А.Л.Тахтаджяном (1987) в одну трибу с *Ostrowskia*. Однако род *Platycodon*, с одной стороны, проявляя определенную близость с *Ostrowskia* по ряду признаков: форме пыльцевых зерен, числу апертур и в некоторой степени по строению экзины, с другой стороны, отличается сложными бороздно-оровыми апертурами от простых поровидных у *Ostrowskia*.

Совокупность морфологических признаков, таких как крупные размеры пыльцевых зерен, сильная сплющенность их, необычная скульптура экзины, и особенно редукция подстилающего слоя, подтверждает большое своеобразие этого монотипного реликтового рода и изолированное положение его в сем. *Campanulaceae*, что свидетельствует в пользу выделения его в самостоятельную трибу. Род *Ostrowskia* представляет боковую линию в эволюции семейства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е.М. Морфология пыльцы сем. *Campanulaceae* и близких к нему семейств (*Sphenocleaceae, Lobeliaceae, Cyphiaceae*) в связи с вопросами их систематики и филогении // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. 1967. Т. 16. С. 5—41. — *Аветисян Е.М.* Палиноморфология семейств *Campanulaceae, Sphenocleaceae* и *Pentaphragmataceae* // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1003—1010. — *Аветисян Е.М.* Палинология надпорядка *Campanulanae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с. — *Камелин Р.В.* Флорогенетический анализ естественной флоры Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с. — *Камелина О.П., Жинкина Н.А.* К эмбриологии *Ostrowskia magnifica (Campanulaceae)*. Развитие мужских эмбриональных структур // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1293—1301. — *Колаковский А.А.* Колокольчиковые Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1991. 175 с. — *Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Федоров Ан.А.* Колокольчиковые — *Campanulaceae* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 24. С. 126—450. — *Dunbar A.* On pollen of *Campanulaceae* and related families with special reference to the surface ultrasculpture. Pt 1. *Campanulaceae*: subfam. *Campanuloideae* // Bot. Notiser. 1975. Vol. 128. N 1. P. 73—101. — *Dunbar A.* Pollen morphology in *Campanulaceae*. 4 // Nord. J. Bot. 1984. Vol. 4. N 1. P. 1—19.

Ботанический институт им.В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 I 1992

УДК 582.751.2 © Бот.журн., 1992 г., т. 77, № 9

А.П.Долматова

КАРПОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОДНОЛЕТНИХ ГЕРАНЕЙ (*GERANIACEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

A. P. DOLMATOVA. THE CARPOLOGICAL INVESTIGATION OF ANNUAL GERANIA (*GERANIACEAE*) OF THE CAUCASIAN FLORA

Впервые с использованием сканирующего микроскопа (СЭМ) изучены поверхности створок плодов и семян 9 однолетних видов гераней флоры Кавказа: *Geranium columbinum, G.dissectum, G.molle, G.rotundifolium, G.pusillum, G.lucidum, G.robertianum, G.bohemicum, G.divaricatum.*

Проанализированы системы рода *Geranium;* на основе признаков, связанных с морфологическими особенностями створок плодов и семян, определено положение этих видов в системе. Подчеркиваются надежность и удобство использования указанных признаков для идентификации видов. Приведены фотографии, полученные на СЭМ. Дан ключ для определения однолетних видов рода *Geranium* флоры Кавказа.

Трудность видовой идентификации однолетних гераней, очевидная по многочисленным ошибочным определениям, обнаруженным нами при работе с гербарными коллекциями, а также наличие в литературе различных точек зрения на построение системы рода заставляют еще раз обратиться к этому вопросу.

9 однолетних видов гераней (*G.columbinum* L., *G.bohemicum* L., G. *dissectum* L., *G.divaricatum* Ehrh., *G.lucidum* L., *G.molle* L., *G.pusillum* Burm.f, *G.robertianum* L., *G.rotundifolium* L.), имеющих весьма обширный ареал, встречаются на территории Кавказа фактически повсеместно, но не поднимаются высоко в горы. Они произрастают на нарушенных местообитаниях вдоль дорог, по зарослям кустарников, в поймах рек, сорничают.

Несмотря на значительные морфологические различия между отдельными представителями рода, все однолетние виды герани длительное время объединялись в одну группу без указания ранга (Linne, 1753; De Candolle, 1824; Ledebour, 1842) или в секцию *Columbinum* (Koch, 1837). В зависимости от особенностей морфологии поверхности плода и семени в пределах этой секции J.Koch (1837) и E.Boisser (1867) выделяли несколько групп. Эти же признаки использовал И.Ф.Шмальгаузен (1895) при обработке 22 видов рода *Geranium* флоры южных районов России.

Наиболее детальное исследование рода *Geranium* в систематическом плане провел R.Knuth (1912). Приводя данные по 259 видам, он рассматривал их в рамках 30 секций. При этом он учитывал жизненные формы вида, очертания листовой пластинки, особенности чашелистиков, опушение различных частей растения, различия створок плода, географическое распространение вида. Причем ряд секций им был предложен для 1—2 географически обособленных видов, в основном американских. Однолетние виды этим исследователем рассматривались в пределах секций *Columbina* Koch и *Robertiana* Boiss., а также описанной им *Lucida* Knuth. Различия в морфологии створок плода учитывались им наравне с другими признаками вида.

Как показало изучение однолетних гераней Кавказа по личным сборам и гербарным коллекциям (БИН РАН, Сухумский ботанический сад, Институт ботаники Грузии, Музей Грузии, Институт ботаники Армении), многие признаки, обычно используемые при определении вида, оказались очень изменчивыми и малопригодными для этих целей. Кроме того, количество долей и степень изрезанности листовой пластинки иногда не видны из-за неудовлетворительного качества сбора и сохранности материала, бывают также не видны и особенности лепестков.

Особенности же морфологии поверхности створок плода и семян проявляются очень четко, и с их учетом идентификация однолетних видов гераней флоры Кавказа не вызывает затруднений. Нельзя сказать, что эти признаки не учиты-

вались ранее, просто им не придавалось того значения, которого они заслуживают. Поэтому закономерно появление системы P.Yeo (1973, 1984), фактически построенной на признаках плода, особенностях его вскрывания и на других признаках, с ним связанных.

Плод герани по ряду признаков заслуживает выделения в особый карпологический тип. Н.Н.Каден (1964) предложил использовать термин «стеригма», предложенный в прошлом веке Десво (Desvaux). Чаще плод *Geranium* называют коробочкой (Цыренова, 1986; Левина, 1987).

Плод герани синкарпный, состоит из 5 плодолистиков, вскрывающийся 5 замкнутыми (или почти замкнутыми) вытянутыми щелями, с эластичным отделением от колонки 5 створок, захватывающих семя и с силой выбрасывающих его. Колонка аппендикулярна, образована сросшимися адаксиальными частями плодолистиков. В литературе принято 1/5 часть плода, содержащую семя,называть «плодиком», и хотя Каден (Каден, Лановая, 1963; Каден, 1964) с этим не согласился, иного термина он не предложил. Эти части плода («плодики») однолетних гераней близки по размерам, около 1.5 мм, у *G.divaricatum* и *G.bohemicum* — до 2.0 мм, а у *G.molle* и *G.pusillum* — менее 1.0 мм.

Поверхность створок различная: гладкая или морщинистая, опушена вся или только ее часть, по щели вскрывания присутствуют волоски или иные выросты. Семена округлые или эллипсоидальные, размером 0.8—1.2 мм, с различной скульптурой поверхности.

Yeo в основу деления рода *Geranium* положил тип раскрывания плода. Такой подход позволил ему выделить 3 подрода: *Geranium* (разбрасываются семена, створки плода остаются прикрепленными к колонке); *Robertium* (Picard) Rouy et Fouc. (разбрасываются части плода); *Erodioideae* Yeo (разбрасываются части плода со спирально закрученной частью колонки).

При разделении видов рода *Geranium* по секциям Yeo учитывал присутствие и количество волосков около щелей, образующихся при вскрывании плода, заостренность или притупленность части плодика в месте его прикрепления к цветоложу, особенности поверхности створок плода (опушение, морщинистость, выросты). Причем в отличие от предыдущих систем, в которых однолетние и многолетние герани всегда рассматривались в разных секциях или безранговых группах (Воронов, 1908; Knuth, 1912, Бобров, 1949; Гроссгейм, 1962; Davis, 1967; и др.), в данной системе при наличии одинаковых карпологических признаков эти растения могут входить в одну секцию.

Рассматриваемые однолетние герани Кавказа (согласно Yeo) входят в следующие секции:

Subgen. *G e r a n i u m:* sect. *Geranium* (*G.rotundifolium* L., *G.columbinum* L.), *sect. Dissecta* Yeo (*G.dissectum* L.), sect. *Tuberosa* Koch subsect. *Mediterranea* Knuth (*G.bohemicum* L.);

Subgen. *R o b e r t i u m* (Picard) Rouy et Fouc.: sect. *Divaricata* Rouy (*G.divaricatum* Ehrh.), sect. *Lucida* Knuth (*G.lucidum* L.), sect. *Ruberta* Dumort. (*G.robertianum* L.), sect. *Batrachioidea* Koch (*G.molle* L., *G.pusillum* Burm.f.).

В связи со значением особенностей поверхности створок плода для целей систематики нами на сканирующем микроскопе была изучена поверхность створок плодов и семян 9 представителей рода *Geranium* флоры Кавказа. Полученные данные показали, что однотипную структуру поверхности створок плода и семенной кожуры имеют *G.rotundifolium* (см. таблицу-вклейку, *3*), *G.columbinum* (*2*), *G.dissectum* (*1*). У данных видов часть колонки остается прикрепленной к створкам плодика. Сами створки более или менее опушенные, без выростов, округлые, 1.5—1.8 мм дл., при созревании растрескиваются в области прикрепления к колонке, образуя достаточно широкую щель (см. таблицу, *1, а—3, а*). Семена округло-эллипсоидальные, с множеством мелких ячеек внутри (см.

таблицу, *1,б,в; 2,б,в; 3,б,в*). У *G.dissectum* часть створки, направленная к цветоложу, более тупая, чем у *G.columbinum* и *G.rotundifolium.*

Для выделения *G.dissectum* в секцию данное отличие представляется недостаточным. У приведенных выше видов, кроме уже перечисленных признаков, есть и другие, свидетельствующие об их родстве: округлая форма листовой пластинки, почти до основания разделенной на доли, створки плодов, вскрывающиеся по адаксиальному шву, по краю слегка выемчатые лепестки.

G.lucidum и *G.robertianum* — очень близкие виды, имеющие много общих признаков: антоциановую окраску всего растения, тонкую листовую пластинку, лепесток с вытянутым ноготком, пирамидально-угловатую чашечку, поперечно-морщинистые чашелистики, специфический запах растения. Створки плода этих видов продолговато-эллипсоидальной формы, 1.3—1.6 мм дл. (см. таблицу, *5,а; 6,а*), не вскрываются по линии прикрепления к колонке, поверхность их сильно морщинистая, по спинке — до образования гребней, покрыта железистыми волосками (см. таблицу, *5,г; 6,г*). Семена эллипсоидальные, около 1.1 мм, с мелкоячеистой поверхностью (см. таблицу, *5,в; 6,в*). Такое сходство признаков у обоих видов вызывает сомнение в необходимости рассматривать *G.lucidum* в рамках отдельной секции, как предлагает Yeo. Представляется логичным в рамках секции *Ruberta* обособить виды с округлой листовой пластинкой в ранге подсекции.

Для створок плодов видов *G.molle* и *G.divaricatum* характерны схожесть форм, наличие преимущественно горизонтальных морщинок; при растрескивании плода части колонки отпадают, а не остаются прикрепленными к створкам (см. таблицу, *9а; 8,а,г*). Створки у *G.molle* около 1.0 мм, у *G.divaricatum* крупнее, до 2.0 мм. Семена шаровидные, со скульптурной поверхностью в виде кирпичной кладки.

Эти виды Yeo в своей системе относит к разным секциям по некоторым различиям в форме плодика. Он считает, что *G.molle* близко родствен *G.pusillum.* Однако при сравнении (см. таблицу, *7,а* и *8,а*) видно, что поверхность плода *G.pusillum* гладкая, сильно опушена простыми волосками, в то время как сильно морщинистые створки плода *G.molle* не имеют опушения.

Несмотря на имеющееся сходство в скульптуре поверхности семян у *G.pusillum* (см. таблицу, *7,в*) и *G.bohemicum* (*1, 4,в*), вряд ли можно говорить о родстве этих видов, их отношение, вероятно, можно будет определить при учете всех остальных систематических признаков рода.

На основании проведенных исследований мы пришли к следующему представлению о положении однолетних видов гераней флоры Кавказа в системе рода *Geranium.*

Subgen. *Geranium*

Sect. *Tuberosa* Koch, subsect. *Mediterranea* Knuth (*G.bohemicum* L.), sect. *Geranium* (*G.columbinum* L., *G.rotundifolium* L., *G.dissectum* L.).

Subgen. *Robertium* (Picard) Rouy et Fouc.

Sect. *Ruberta* Dumort. (*G.robertianum* L., *G.lucidum* L.), sect. *Batrachioides* Koch (*G.molle* L., *G.pusillum* Burm.f., *G.divaricatum* Ehrh.).

На основании изучения изменчивости признаков мы пришли к выводу, что наиболее устойчивыми являются форма листовой пластинки, размеры и форма лепестка, особенности строения чашелистиков, степень и характер опушения. Кроме того, виды хорошо различаются по габитусу. Морфологические особенности створок плода представляют собой, на наш взгляд, весьма удобные признаки для определения видов, однако в ключах их часто не приводили, хотя определение экземпляров однолетних гераней флоры Кавказа возможно даже при наличии только зрелых плодов.

Конечно, данные признаки не могут служить критерием для определения экземпляров, собранных в ювенильной стадии, но и другие признаки в данном

случае нередко бездействуют. Так, например, молодые листья гераней секции *Geranium* настолько схожи, что идентификация видов по ним зачастую невозможна.

Предлагаемый нами ключ для определения однолетних гераней флоры Кавказа составлен с учетом максимального числа признаков, в том числе и особенностей створок плода. В него также включен *G.sibiricum* L. — вид двулетнего цикла, более близкий к однолетним, чем к многолетним представителям рода.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОДНОЛЕТНИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *GERANIUM* L. ФЛОРЫ КАВКАЗА

1. Лепестки с длинным ноготком, все растение или некоторые его части краснеющие, имеют специфический запах, чашелистики с поперечными морщинками . . . . 2.

— Лепестки с коротким ноготком . . . . 3.

2. Листовая пластинка в очертании округлая, неглубоко разделена на 5—7 обратнояйцевидных лопастей . . . . *G. lucidum.*

— Листовая пластинка в очертании пятиугольная, глубоко разделена на 3—5 перистых лопастей . . . . *G. robertianum.*

3. Пластинка листа в очертании округлая или округло-почковидная . . . . 4.

— Пластинка листа в очертании пятиугольная . . . . 8.

4. Листовая пластинка рассечена на узколинейные доли до 3/4—4/5 . . . . 5.

— Листовая пластинка до половины рассечена на широкие доли . . . . 6.

5. Стебель голый, створки плода голые, гладкие, округлые, около 1.5 мм дл. Растение изящное. Цветоножки длинные, по длине превышают пазушный лист. Соцветие не обособлено . . . . *G. colmbinum.*

— Стебель и цветоножки железисто-опушенные, створки плода гладкие, железисто-опушенные, около 1.5 мм дл. Цветки собраны в компактное щитовидное соцветие . . . . *G. dissectum.*

6. Створки плода голые, морщинистые, менее 1 мм дл., лепестки, очевидно, длиннее чашелистиков . . . . *G. molle.*

— Створки плода опушенные, гладкие . . . . 7.

7. Створки плода густо прижато-волосистые, менее 1 мм дл., лепестки равны чашелистикам или чуть больше их . . . . *G.pusillum.*

— Створки плода рассеянно-оттопыренно-опушенные, без выростов, округлые, 1.5—1.8 мм дл., лепестки явно больше чашелистиков . . . . *G. rotundifolium.*

8. Доли листовой пластинки (в количестве 5—7) с городчатым краем. Соцветие из нескольких цветков . . . . 9.

— Доли листовой пластинки ромбические, заостренные. Соцветия из 1—2 цветков . . . . *G. sibiricum*

9. Створки плода морщинистые, около 1.5 мм дл., по килю рассеянно-опушенные простыми короткими волосками. Лепестки розовые, 6 мм дл. . . . . *G.divaricatum.*

— Створки плода гладкие, до 2 мм дл., опушены длинными черными волосками. Лепестки голубые, 10—12 мм дл. . . . . *G. bohemicum.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е.Г. Род Герань — *Geranium* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 14. С.1—62. — *Воронов Ю. Geraniaceae* Juss. // Н.Кузнецов, Н.Буш, А.Фомин. Материалы для флоры Кавказа. Ч. 3. Юрьев, 1908. Вып. 7. С. 1—85. — *Гроссгейм А.А.* Род *Geranium* L. // Флора Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 6. С. 7—30. — *Каден Н.Н.* Морфология плодов гераниевых // Науч. докл. высшей школы. Сер. Биол. науки. 1964. № 2. С. 97—102. — *Каден Н.Н., Лановая В.П.* Морфология гинецея и плода герани // Науч. докл. высшей школы. Сер. Биол. науки. 1963. № 4. С. 104—109. —

Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с. — *Шмальгаузен И.Ф.* Род *Geranium* L. // Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Киев, 1895. Т. 1. С. 190—197. — *Цыренова Д.Ю.* Род *Geranium* L. (*Geraniaceae* Juss.) на Дальнем Востоке СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 21 с. — *Boisser E. Geranium* L. // Flora Orientalis. Genevae, 1867. Vol. 1. P. 869—884. — *De Candolle A.P. Geranium* L. // Prodromus systematics naturalis regni vagitabilis. Parisiis, 1824. Vol. 1. P. 639—644. — *Davis P.H. Geranium* L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1967. Vol. 2. P. 450—474. — *Knuth R. Geraniaceae* Juss. // A.Engler. Das Pflanzenreich. Bd 4. 129. Leipzig, 1912. 640 S. — *Koch J.* Synopsis Florae Germanicae et Helveticae. Francfurt, 1837. 844 S. — *Ledebour C. Geranium* L. // Flora Rossica. Stuttgartiae, 1842. Bd 1. S. 459—474. — *Linne C. Geranium* // Species Plantarum. Holmiae (Stockholm). 1753. Vol. 2. P. 676—683. — *Yeo P.F.* The biology and systematics of *Geranium*, sections *Anemonifolia* Knuth and *Ruberta* Dum. // Bot. Journ. Linn. Soc. 1973. Vol. 67. P. 285—346. — *Yeo P.F.* Fruit-discharge-type in *Geranium* L. (*Geraniaceae*): its use in classification and its evolutionary implications // Bot. Journ. Linn. Soc. 1984. Vol. 89. P. 1—36.

Ботанический институт им.В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 IV 1992

УДК 581.142 + 581.481 + 577.15

И. В. Зеленева, С. В. Владимирова

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ В ОТДЕЛЬНЫХ ЧАСТЯХ ЗАРОДЫША ЗЛАКОВ

I. V. ZELENEVA, S. V. VLADIMIROVA. THE RELATIVE ENZYME ACTIVITY IN DIFFERENT PARTS OF THE GRASS EMBRYO

Предлагается использовать относительные активности ферментов-маркеров для сравнения соотношений метаболических путей в отдельных частях зародыша злаков. По активностям ферментов фосфорилирования глюкозы, гликолиза, спиртового и молочнокислого брожения колеориза сравнима с эпибластом, лигулой и щитковым узлом, имеет некоторое сходство с колеоптилем и полностью отличается от корня.

Вопрос о природе и родственных связях отдельных частей зародыша злаков до сих пор остается дискуссионным. Так, колеоризу — массивную ткань, покрывающую как чехлом зародышевый корешок (Серебряков, 1952; Имс, 1964), считают внешней частью корневого чехлика (Соколовская, 1967), остатком основания зародыша после дифференциации настоящего первичного корня (Эзау, 1980), гомологом гипокотиля (Скворцов, 1977) и, наконец, видоизмененным главным корнем, а зародышевый корень — боковым или придаточным (Пашков, 1951). Последняя гипотеза находит поддержку исследователей в течение ряда лет (см. обзор Соколовской, 1967; Цвелев, 1975, 1976; Сравнительная анатомия семян, 1985). Существует мнение, что эпибласт и колеориза имеют одну природу (Foard, Haber, 1962) и что эпибласт является выростом колеоризы (Соколовская, 1965; Эзау, 1980; Jones, Rost, 1989); некоторые авторы подчеркивают его семядольную природу (Серебряков, 1952; Данилова, Соколовская, 1973; Цвелев, 1975). Лигулу считают выростом щитка (Цвелев, 1975; Батыгина, 1987; Jones, Rost, 1989), причем отношения лигулы и эпибласта определяют по-разному: отмечают как одинаковую (Серебряков, 1952), так и разную их природу (Bechtel, Pomeranz, 1978). По анатомическому строению колеориза и эпибласт совершенно однородны: они состоят из крупных паренхимных клеток неправильной формы и одинакового эпидермиса (Соколовская, 1965). Как колеориза, так и эпибласт с лигулой лишены проводящих тканей (Соколовская, 1965; Сравнительная анатомия семян, 1985).

Нам казалось интересным сравнить особенности организации метаболизма у этих 3 частей зародыша злаков, а именно соотношение метаболических путей, связанных с образованием энергии и азотным обменом. О количественных соотношениях этих путей (Pette, 1965) можно судить по активностям представляющих их маркерных ферментов — гексокиназы (фосфорилирование глюкозы), фосфоглицераткиназы и энолазы (гликолиз), алкогольдегидрогеназы (спиртовое брожение), лактатдегидрогеназы (молочнокислое брожение), цитохромоксидазы (дыхательная цепь) и глутаматдегидрогеназы (азотный обмен). Мы определили активность ферментов в колеоризе, эпибласте, лигуле и сравнили ее с активностью в других частях зародыша.

Материал и методика

Семена кукурузы *Zea mays* L. (гибрид Краснодарский 303), пшеницы *Triticum aestivum* L. (сорт Скала) и риса *Oryza sativa* L. (сорт Дубовский 129) проращивали в термостате в темноте: семена кукурузы и риса — 24 ч при 27 °С, семена пшеницы — в течение 18 ч при 20 °С. Из наклюнувшихся зерновок у 3 видов злаков выделяли главный корень, причем у риса и пшеницы — целиком, а у кукурузы — только его меристематическую часть (0—2 мм от кончика; Зеленева, Анисимова, 1985), колеоризу и колеоптиль. Кроме того, вычленяли щиток, эпибласт и лигулу у риса, щиток и эпибласт — у пшеницы, щитковый узел — у кукурузы. Навески растительного материала немедленно замораживали в жидком азоте и использовали для получения бесклеточных экстрактов и определения в них активностей ферментов по ранее описанным методам (Bücher et al., 1964; Зеленева и др., 1982).

Результаты приводили в виде относительной активности. Для этого абсолютную активность фермента, рассчитанную на 1 г сырой массы, относили к абсолютной активности фосфоглицераткиназы — маркера гликолиза. Такой прием, использованный ранее при сравнении метаболизма отдельных групп скелетных мышц (Pette, 1965), позволяет сопоставлять количественные связи как внутри одной системы (в данном случае гликолиза), так и между нею и другими метаболическими системами. Приведенная в таблице абсолютная активность фосфоглицераткиназы (в нмоль/мин · г) дает возможность восстановить абсолютную активность всех ферментов. Поскольку активность фосфоглицераткиназы выше активности остальных ферментов, при расчете (для удобства) ее умножали на 10^{-3}, т. е. в качестве расчетной единицы использовали 0.001 активности этого фермента. Квадратичная ошибка среднего из 3—5 навесок ткани составила для алкогольдегидрогеназы — 6 %, лактатдегидрогеназы — 9, глутаматдегидрогеназы — 7, гексокиназы — 8, цитохромоксидазы — 8, энолазы — 5, фосфоглицераткиназы — 5 %.

Результаты и обсуждение

В колеоризе, эпибласте и лигуле из наклюнувшихся зерновок риса и в колеоризе и эпибласте зародыша пшеницы оказались близкими активности всех ферментов (см. таблицу), только у эпибласта была несколько выше активность глутаматдегидрогеназы. Если колеориза риса без резкой границы переходит в эпибласт (Соколовская, 1965), то лигула непосредственно связана не с ними, а со щитком и часто рассматривается как вырост щитка (Цвелев, 1975; Батыгина, 1987; Jones, Rost, 1989). В связи с этим мы сопоставили активности ферментов лигулы или сравнимых с нею по активностям колеоризы, эпибласта и щитка. Однако у щитка риса и пшеницы легче было наблюдать различия, чем общие черты с другими частями зародыша: это самая низкая активность лактатдегидро-

Активность ферментов в отдельных частях зародыша (абсолютная активность отнесена к активности ФГК, умноженной на 10^{-3})

Вид	Части зародыша	Ферменты						
		алкогольдегидрогеназа	лактатдегидрогеназа	глутаматдегидрогеназа	гексокиназа	энолаза	цитохромоксидаза	фосфоглицераткиназа
Oryza sativa	Колеориза	203	6	36	10	148	120	27619
	Эпибласт	233	8	46	12	179	135	25397
	Лигула	227	7	33	11	166	136	27937
	Корень	323	16	79	22	269	211	48155
	Колеоптиль	252	11	39	20	172	121	57566
	Щиток	287	3	18	34	152	94	100741
Triticum aestivum	Колеориза	131	3	12	30	121	200	26666
	Эпибласт	153	3	20	40	153	171	19591
	Корень	197	36	31	25	223	373	62434
	Колеоптиль	252	8	8	22	130	190	59047
	Щиток	296	—	6	46	189	154	94061
Zea mays	Колеориза	300	7	16	28	168	165	34897
	Щитковый узел	366	10	10	65	146	160	44873
	Корень	188	22	47	15	244	285	100774
	Колеоптиль	234	4	10	15	237	313	67554

Примечание. Для фосфоглицераткиназы приведена абсолютная активность (в нмоль/мин·г). «—» — абсолютное значение ниже определяемого уровня.

геназы (у пшеницы она была ниже определяемого уровня), низкая активность глутаматдегидрогеназы и высокая — гексокиназы. Лигулу и щиток риса можно было сравнить лишь по активностям энолазы и, вероятно, цитохромоксидазы. Похожа ли колеориза по соотношению метаболических путей на какие-нибудь другие части зародыша? У кукурузы обнаруживалось сходство между колеоризой и щитковым узлом по активностям почти всех ферментов, за исключением гексокиназы, более активной в узле. При этом в отличие от колеоризы, состоящей из однородной паренхимной ткани, щитковый узел — часть зародышевой оси, расположенная напротив щитка и представляющая собой длинный диск, над верхушкой которого появляются придаточные корни первого яруса, имеет мощную кору и единую стель (Sass, 1977).

Колеориза и колеоптиль, в котором, несмотря на присутствие 2 проводящих пучков, внутреннего и внешнего эпидермиса, преобладающей является однородная паренхимная ткань, у всех 3 злаков оказались сравнимыми по активностям лактатдегидрогеназы и глутаматдегидрогеназы, а у риса и пшеницы — также по активностям энолазы и цитохромоксидазы, в то время как колеоптиль кукурузы по активностям 2 последних ферментов приближался к корню.

Колеориза 3 злаков резко отличалась от корня по активностям всех ферментов, за исключением гексокиназы у пшеницы, хотя и у кукурузы исследовали только меристему, а по строению она менее гетерогенна, чем другие части корня. Не только между колеоризой и корнем, но и между другими частями зародыша пшеницы различия по активности гексокиназы проявлялись менее отчетливо, чем у 2 других злаков.

Сходной для корня и колеоптиля 3 злаков явилась активность только одного фермента — гексокиназы, но у риса она была выше, чем в колеоризе, у кукурузы — ниже, а у пшеницы мало отличалась от колеоризы, т.е. пшеница занимала промежуточное положение.

В колеоризе риса активности всех ферментов были ниже, чем в корне, у пшеницы — всех, кроме гексокиназы, у кукурузы — кроме гексокиназы и алкогольдегидрогеназы, следовательно, и в этом случае пшеница заняла промежуточное положение.

У риса активность алкогольдегидрогеназы в колеоризе и колеоптиле оказалась ниже, чем в корне, у кукурузы — выше; у пшеницы же активность этого фермента в колеоптиле выше, чем в корне (подобно кукурузе), а в колеоризе — ниже, чем в корне (чем напоминает рис).

Разница в активности глутаматдегидрогеназы между колеоптилем и корнем риса составила около 2, а лактатдегидрогеназы — менее 1.5, в то время как у кукурузы эти показатели приближались к 5, а у пшеницы — к 4, т.е. пшеница была ближе к кукурузе. Промежуточное между кукурузой и рисом положение пшеницы по этим особенностям метаболизма соответствует разной эволюционной продвинутости этих 3 злаков: из них рис является самым древним злаком; кукуруза наиболее продвинута в эволюционном отношении; пшеница располагается между ними (Цвелев, 1976). Вероятно, изучение более широкого круга растений позволит установить, действительно ли у злаков существует какая-то связь между соотношением метаболических путей и степенью эволюционной продвинутости.

Таким образом, можно сделать заключение, что по соотношению исследованных метаболических путей наиболее близкими оказались колеориза, эпибласт и лигула; эти части зародыша имели некоторые черты сходства с колеоптилем и полностью отличались от корня.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т.Б. Хлебное зерно. Атлас. Л.: Наука, 1987. 103 с. — *Данилова М.Ф., Соколовская Т.Б.* Анатомия проростка некоторых видов злаков и вопрос о природе однодольности // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 3. С. 337—349. — *Зеленева И.В., Савостьянова Е.В., Хавкин Э.Е.* Ферментные профили как признак специализации коры и проводящей системы в корне и мезокотиле проростка кукурузы // Физиол. раст. 1982. Т. 29. Вып. 1. С. 15—20. — *Зеленева И.В., Анисимова С.В.* О длине меристематической части в разных типах корней проростка кукурузы // Операт. информ. матер. СИФИБР СО АН СССР (Физиология роста и развития растений условиях Сибири). Иркутск, 1985. С. 14—16. — *Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с. — *Пашков Г.Д.* О морфологической природе корневого влагалища злаков // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 6. С. 597—606. — *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с. — *Скворцов А.К.* Еще раз о морфологической природе частей зародыша и проростка злаков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 96—111. — *Соколовская Т.Б.* К вопросу о природе эпибласта // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 12. С. 1686—1693. — *Соколовская Т.Б.* О природе колеоризы // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 12. С. 1773—1784. — *Сравнительная* анатомия семян. Однодольные. Т. 1 / Под ред. А.Л.Тахтаджяна. Л.: Наука, 1985. 317 с. — *Цвелев Н.Н.* О природе частей зародыша злаков (*Poaceae*) в связи с происхождением односемядольности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 3. С. 68—75. — *Цвелев Н.Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Эзау К.* Анатомия семенных растений. Кн. 2. М.: Мир, 1980. 558 с. — *Bechtel D.B., Pomeranz Y.* Ultrastructure of the mature ungerminated rice (*Oryza sativa*) caryopsis. The germ // Amer. J.Bot. 1978. Vol. 65. N 1. P. 75—85. — *Bucher T., Luh W., Pette D.* Einfache und zusammengesetzte optische Tests mit Pyridinnucleotiden. Hoppe-Seyler // Tierfelder, Handb. physiol. pathol.-chemischen Analyse, 10 Aufl. Berlin etc.: Springer, 1964. VIA. S. 292—339. — *Foard D.E., Haber A.H.* Use of growth characteristics in studies of morphologic relations. 1. Similarities between epiblast and coleorhiza // Amer. J. Bot. 1962. Vol. 49. N 5. P. 520—523. —*Jones T.J., Rost T.L.* Histochemistry and ultrastructure of rice (*Oryza sativa*) zygotic embryogenesis // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 4. P. 504—520. — *Pette D.* Plan und Muster im zellulären Stoffwechsel // Naturwissen. 1965. Bd 52. H. 22. S. 597—616. — *Sass J.E.* Morphology // Corn and corn improvement / Ed. by G.F. Sprague. Agronomy 18. Madison; Wisconsin: Amer. Soc. Agronomy Inc. Publ., 1977. P. 89—110.

Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН
Иркутск

Получено 11 X 1989

УДК 581.9(571.511) © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 9

Ю. П. Кожевников

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ БАССЕЙНА РЕКИ БОЛЬШАЯ БООТАНКАГА (ГОРЫ БЫРРАНГА)

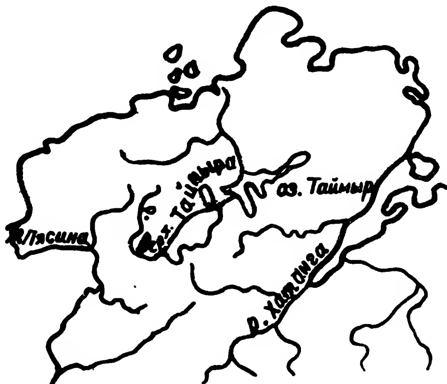
Yu. P. KOZHEVNIKOV. VASCULAR PLANTS OF THE GREAT BOOTANKAGA RIVER BASIN (THE BYRRANG MOUNTAINS)

Приведен аннотированный список 205 видов, выявленных в бассейне р.Бол. Боотанкага. В перечень вошел ряд уникальных находок для Таймыра, способствующих пониманию истории флоры этого региона.

Из-за труднодоступности горы Бырранга в ботаническом отношении изучены все еще крайне недостаточно. Любой их район таит в себе немало ботанико-географических неожиданностей. Это подтверждается и нашими исследованиями в бассейне р.Бол. Боотанкага (совместно с В.Б.Куваевым, изучавшим поясность по разработанной им методике).

Нам приятно выразить благодарность директору Таймырского заповедника Ю.М.Карбаинову и его сотрудникам за доставку нас вертолетом в район исследований и разнообразную помощь, особенно ощутимую в суровой Арктике.

Река Бол. Боотанкага входит в систему р.Верхняя Таймыра и течет с севера на юг, прорезая своей долиной горы Бырранга западнее Таймырского оз. В низовьях реки днище долины поднято всего на 37 м над ур.м., но уже в 40 км выше по течению уровень днища имеет высотную отметку 100 м над ур.м. Таким образом, в низовьях градиент уклона составляет 1.6 м/км. Относительная высота окружающих гор — 400—500(600) м (см. рисунок).



Контур территории, для которой составлен список видов сосудистых растений.

По растительному покрову район относится к типичным тундрам, которые, однако, имеют переходный характер к арктическим.

Эта их особенность заключается в сильном ослаблении роли субарктических кустарничков — голубики, брусники, багульника, а также карликовой березки. Вместе с тем хорошо развитая растительность отмечается на разных высотных уровнях, в том числе на верхних плато. Описанию растительного покрова будет посвящена особая работа. Здесь же приводится только флористический перечень с указанием основных местообитаний и встречаемости видов, как это было сделано для бассейна р.Малахай-тари на юго-востоке гор Бырранга (Кожевников, 1982).

Polypodiaceae

Woodsia glabella R.Br. Крупные массивы скал по бортам долин и в нижнем поясе гор; редко.

Cystopteris fragilis subsp. *dickieana* (R.Sim) Hyl. Скалы в нижнем поясе гор; щебнистые верхние перегибы шлейфо-террас и нагорных террас; осыпи по бортам долин; спорадично.

Dryopteris fragrans (L.) Schott. Скалы южной экспозиции на склоне горы в долину; в одном месте.

Equisetaceae

Equisetum arvense subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. Места с долгим залеживанием снега; медальонные тундры на скатах; поверхностные ручейки на шлейфах; обычно.

E.variegatum Schleich. ex Web. et Mohr. Приречные галечники; редко.

Lycopodiaceae

Huperzia selago subsp. *arctica* (Grossh.) A. et D.Löve. Влажные кустарничково-моховые тундры на шлейфах; редко.

Sparganiaceae

Sparganium hyperboreum Laest. Мелкие старичные озерки; очень редко.

Poaceae

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. Каменистые субстраты в разных местоположениях; пятнистые и бугорковатые тундры; обычно.

H.pauciflora R. Br. Пойменные болотца; очень редко.

Alopecurus alpinus Smith. Скалы в нижнем поясе гор; щебнистые участки среди курумов на вершинных плато; осоковые болота вокруг старичных озер; спорадично.

Arctagrostis latifolia (R.Br.) Griseb. Пойменные и шлейфовые болотца; спорадично.

A.arundinacea (Trin.) Beal. Пойменные луговины; сырые пятнисто-бугорковатые тундры на надпойменных террасах и холмах по краям долин; редко.

Calamagrostis holmii Lange. Осоковые болота на днищах долин; пышные луговины на склонах гор; ивнячки вдоль водотоков; спорадично.

C.lapponica (Wahlenb.) C.Hartm. Луговинные тундры на шлейфах и близ скал; пойменные ивнячки на песках; редко.

Deschampsia cespitosa subsp. *borealis* (Trautv.) A. et D.Löve. Болота и сырые пятнистые тундры на разных элементах рельефа; различные галечники; обычно.

Trisetum altaicum Roshev. Приречные луговины; спорадично.

T.spicatum (L.) K.Richt. Скалы в нижнем поясе гор; очень редко.

Koeleria asiatica Domin. Пойменные галечники и пески; пятнистые тундры на низких высотных уровнях; сухие луговины на верхних перегибах шлейфо-террас; спорадично.

Pleuropogon sabinii R.Br. Мелководья и галечники долинных озер; редко.

Poa abbreviata R.Br. Дресвяные поверхности с редкотравьем на скатах и плато; редко.

P.arctica R. Br. Различные тундры с выраженным гумусовым горизонтом; склоновые луговины; обычно.

P.glauca Vahl. Дресвяные и щебнистые поверхности в нижнем поясе гор; скалы южных экспозиций; редко.

P.pratensis L. Пойменные галечники и луговины; нивальные луговины близ реки; скалы; обычно.

P.pratensis subsp. *alpigena* (Blytt.) Hiit. Скалы; пойменные и склоновые луговины; обычно.

Цветковые чешуи могут быть весьма обильно опушены между жилками, т.е. такие растения сближаются с номинальным подвидом, но колоски крупнее, чем у последнего, а метелки имеют промежуточный характер, т.е. они не раскидистые и не сжатые.

P.pratensis subsp. *colpodea* (Th.Fries) Tzvel. Сырые наилки и галечники вдоль ручьев и отмерших проток; редко.

P.pseudoabbreviata R.Br. Каменисто-щебнистые участки на склонах гор с редкотравьем; редко.

P.paucispicula Scribn. et Merr. Каменистые участки на скатах в долины; редко.

Dupontia fisheri subsp. *pelligera* (Rupr.) Tzvel. Сырые приречные наилки; осоковые болота вокруг долинных озер; редко.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. Долинные болота; спорадично.

Phippsia algida (Soland.) R.Br. Нивальные участки на подножиях склонов; щебнистые участки с редкотравьем в верхнем поясе гор; редко.

Festuca auriculata Drob. Скалы на склонах гор; щебнистые перегибы в долинки ручьев на шлейфах; степоиды на южных склонах гор; редко.

F.brachyphylla Schult. et Schult.f. Каменистые участки по всему вертикальному профилю; различные скалы; речные галечники; пятнистые тундры; склоновые луговины; обычно.

В популяциях из местообитаний с особенно суровыми условиями сосуществуют растения с ветвящимися и неветвящимися веточками метелки, но у первых веточки абсолютно голые; кроме того, на листьях нет сизого налета и у основания растений очень мало отмерших листьев. Таким образом, признаки, принимаемые за различительные между *F.brachyphylla* и *F.hyperborea* Holm. ex Frederiksen (Флора..., 1990), сочетаются на одном растении.

F.rubra L. Пойменные луговины; редко.

F.rubra subsp. *arctica* (Hack.) Govor. Речные галечники, на которых местами образует фон совместно с subsp. *rubra;* скалы в нижнем поясе гор; редкотравные щебнистые перегибы в долинки ручьев, прорезающих шлейфо-террасы; пышные луговины на склонах гор под скалами; спорадично.

F.viviparoidea Krajina et Pavlick (*F.vivipara* (L.) Smith). Образует фон на луговинах в средней части южных склонов гор; спорадично.

Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub. Скалы в нижнем поясе гор, в том числе со степоидами; редко.

B.pumpelliana subsp. *arctica* (Schear) Tzvel. Скалы на склонах гор, в том числе со степоидами; спорадично.

Leymus ajanensis (V.Vassil.) Tzvel. Приручьевые луговины; речные галечники; спорадично.

Elymus sajanensis subsp. *villosus* (V.Vassil.) Tzvel. Каменистые перегибы в долинки ручьев; скалы в нижнем поясе гор; редко.

Cyperaceae

Eriophorum callitrix Cham. ex C.A.Mey. Проточные болотца вдоль ручьев; редко.

E.polystachyon L. Пойменные болота; полосы стока на шлейфах и скатах; заболоченные седловины и нагорные террасы в верхнем поясе гор; обычно, но реже, чем в других арктических районах.

E.scheuchzeri Hoppe. Озерные галечники; пойменные болота: сырые шлейфы с осочниками; спорадично.

E.vaginatum L. Бугорковатые тундры и болота на шлейфах и скатах; спорадично; кочкарников не образует.

Carex aquatilis subsp. *stans* (Drej.) Hult. Доминант пойменных болот; вдоль ручьев в нижнем поясе гор; обычно.

C.atrofusca Schkuhr. Евтрофные участки на подножиях склонов в долины; редко.

C.bigelowii subsp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D.Löve. Кустарничково-моховые сырые тундры на склонах гор и на их шлейфах; проточные болотца и пятнистые тундры на скатах на всех высотных уровнях; обычно.

C.capitata L. Заиленные галечники и низкие надпойменные террасы вдоль отмерших проток; близ старичных озер; спорадично.

В дополнение к характеристике этого вида во «Флоре Сибири» (том 3, 1990) отметим, что кроющие чешуи у быррангских растений по длине практически равны мешочкам, к тому же они заостренные, а не закругленные, носик мешочков довольно длинный.

C.macrogyna Turcz. ex Steud. Скалы южных экспозиций и камни под ними; редко.

C.misandra R.Br. Евтрофные шлейфы; спорадично.

C.parallela subsp. *redowskiana* (C.A.Mey.) Egor. Осыпи под скалами по южным бортам долин; очень редко.

C.rupestris All. Различные скалы; сухие горные тундры, луговины, степоиды; обычно.

C.saxatilis subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela. Пойменные наилки и болотца; спорадично.

C.tripartita All. Нивальные участки у подножий склонов в боковые долинки; редко.

C.vaginata Tausch. Сырые шлейфы с кустарничково-моховой растительностью; редко.

Juncaceae

Juncus biglumis L. Пятнистые тундры на скатах; нивальные участки на подножиях склонов; обычно.

J.castaneus Smith. Сырые луговинные тундры на скатах; редко.

J.longirostris Kuv. Вдоль поверхностных ручейков на скатах; редко.

Luzula confusa Lindeb. Сухие горные тундры; скалы; луговины на склонах и вдоль водотоков; обычно.

L.multiflora (Ehrh.) Lej. Заиленные участки надпойменных террас с редким осочником; спорадично.

L.nivalis (Laest.) Spreng. Кустарничково-моховые тундры на шлейфах и различных террасах; каменисто-щебнистые поверхности нагорных террас и плато; обычно.

Liliaceae

Tofieldia coccinea Richards. Пятнистые тундры на горизонтальных поверхностях в нижнем поясе гор; редко.

Lloydia serotina (L.) Reich. Различные горные тундры; скалы; пойменные луговины; обычно.

Salicaceae

Salix alaxensis Cov. Два распластанных кустика обнаружил В.Б.Куваев: один — на галечной терраске ручья в глубокой долине; другой — на шлейфе горы в долину р.Бол. Боотанкага, на бугорковатой тундре; очень редко.

S.arctica Pall. Евтрофные шлейфы; скалы; щебнистые склоны гор; сырые бугорковатые тундры на надпойменных террасах; долинные осоковые болота; как примесь в небольших ивнячках из *S.lanata* вдоль ручьев на шлейфо-террасах; обычно.

S.fuscescens Anderss. Осоковые болота на шлейфах и в поймах; редко.

S.glauca L. Скалы по бортам долин; редко.

S.lanata subsp. *richardsonii* (Hook.) A.Skvorts. Доминант небольших прирусловых ивнячков (20—50 см выс.) в низовьях р.Бол.Боотанкага; рассеянно в низовьях боковых речек и ручьев; обычно.

S.polaris Wahlenb. Различные типы тундр на всех высотных уровнях; заиленные галечники речек и ручьев; нивальные подножия склонов; обычно.

S.pulchra Cham. Болотца и сырые бугорковатые тундры на шлейфах гор; обычно.

S.reptans Rupr. Доминант прирусловых ивнячков; надпойменные террасы; скалы и курумники в нижнем поясе гор; ивнячки на шлейфах и скатах; обычно.

S.reticulata L. Евтрофные шлейфы (чаще от скальных массивов); редко.

Betulaceae

Betula nana L. Сырые шлейфы и надпойменные террасы с бугорками; близ каменных россыпей на сырых скатах; спорадично.

Polygonaceae

Oxyria digyna (L.) Hill. Скалы на разных высотных уровнях; полосы поверхностного стока с лужицами на шлейфах; приречные пески и наилки; обычно.

Rumex arcticus Trautv. Бугорковатые тундры с пятнами голого суглинка на скатах; редко.

R.acetosa subsp. *lapponicus* Hult. Сырые наилки у реки; пышные луговины в средней части склонов гор, чаще под скалами; редко.

R.acetosa subsp. *pseudoxyria* Tolm. Пятнистые тундры; полосы поверхностного стока на шлейфах; сырые прирусловые пески; спорадично.

Polygonum bistorta subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky. Сырые бугорковатые тундры на шлейфах; редко.

P.viviparum L. Скалы; луговины на склонах гор; речные галечники; сырые бугорковатые тундры на шлейфах; обычно.

Portulacaceae

Claytonia joanneana Schult. Сырые тундры на шлейфах и скатах; вдоль поверхностных ручейков; по характеру цветков различаются две аллеломорфы, которые становятся неразличимыми на засушенных растениях; обычно.

Caryophyllaceae

Stellaria ciliatosepala Trautv. Луговины на склонах гор и предгорных возвышенностей; различные скалы; речные галечники; полосы поверхностного стока на шлейфах; обычно.

S.edwardsii R.Br. Щебнистые участки на вершинных плато; на высоких нагорных террасах и седловинах; галечники вдоль отмерших проток; спорадично.

S.peduncularis Bunge. Луговины на склонах гор; редко.

Cerastium mutabile subsp. *alpinum* var. *alpicola* Gren. (*C.beeringianum* Cham. et Schlecht.). Приречные галечники и пески; скалы по бортам долин; луговины на склонах гор; обычно.

C.mutabile subsp. *alpinum* var. *caespitosum* (Malmgr.) Ju. Kozhevn. Нивальные участки на подножиях склонов в долины; скалы; вершинные плато; спорадично.

C.maximum L. Скалы южной экспозиции; очень редко.

Sagina intermedia Fenzl. Щебнистые участки с близким залеганием плывуна на вершинных плато, на высоких нагорных террасах и седловинах; очень редко.

Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn. Пятнистые и щебнистые тундры; скалы; речные галечники; обычно.

M.macrocarpa (Pursh) Ostenf. Сырые каменистые участки на нагорных террасах; скалы на различных высотных уровнях; сырые пятнисто-бугорковатые тундры на холмах по краям долин; спорадично.

M.stricta (Sw.) Hiern. Полосы поверхностного стока на склонах гор в долины; редко.

M.verna subsp. glacialis (Fenzl) Kuv. Речные галечники; скалы; обычно.

Silene tenuis subsp. *paucifolia* (Ledeb.) Ju.Kozhevn. Щебнистые участки на склонах гор и шлейфо-террасах; луговины; пятнистые тундры; речные галечники; обычно.

Melandrium affinis J.Vahl. Речные галечники; куртинные дриадовые тундры на низких плато и скатах; пышные луговины на склонах гор; скалы; спорадично.

M.apetalum (L.) Fenzl. Нивальные луговины на подножиях склонов и поверхностные ручейки на шлейфах гор; спорадично.

Ranunculaceae

Caltha arctica R.Br. Пойменные болота; минеральные болота с лужами на высоких надпойменных террасах; спорадично.

Delphinium chamissonis Walp. ex Spreng. Луговины вдоль ручьев в долине и по кромкам надпойменных террас; скалы в нижнем поясе гор и осыпи под ними; спорадично.

Ranunculus affinis R.Br. Скалы в нижнем поясе гор; пойменные луговины; осоковые болота на шлейфах гор; редко.

R.hyperboreus Rottb. Долинные мелкие озерки; редко.

R.lapponicus L. Моховые участки на низких надпойменных террасах; редко.

R.nivalis L. Нивальные тундры на разных элементах рельефа; сырые пятнистые тундры; обычно.

R.propinquus C.A.Mey.. (*R.borealis* Trautv.; *R.turneri* Greene). Небольшие ивнячки вдоль ручейков на шлейфах гор в долину р.Бол.Ботанкага; редко.

R.pygmaeus Wahlenb. Нивальные луговины на подножиях склонов гор; очень редко.

R.sulphureus C.J.Phipps. Поверхностные ручейки на шлейфах; редко.

Thalictrum alpinum L. Сырые бугорковатые шлейфы; нивальные луговины на подножиях склонов гор; скалы; редко.

Papaveraceae

Papaver angustifolium Tolm. Песчано-илистые берега речек и ручьев; луговины на выступах на шлейфах гор; степоиды на скалах-останцах; щебнисто-мелкоземистые конусы выноса с редкотравьем; нивальные участки на подножиях склонов; обычно.

Papaver lapponicum subsp. *orientale* Tolm. Каменистые склоны холмов в долине р.Бол. Боотанкага; полосы поверхностного стока и нивальные ложбины на шлейфах; спорадично.

P.leucotrichum Tolm. Каменистые участки южных склонов гор; редко.

P.nivale Tolm. Луговины вдоль горных ручьев; редко.

P.minutiflorum Tolm. Скальные луговины в нижнем поясе гор; нивальные луговины на подножиях склонов в поймы; редко.

P.polare (Tolm.) Perf. Дресвяные поверхности на склонах и плато на разных высотных уровнях (очень мелкие растения); красочные каменистые луговины по краю надпойменных террас; луговины под скалами на склонах гор; обычно.

P.pulvinatum Tolm. Пойменные луговины; степоиды на останцовых скалах на склонах гор; спорадично.

Brassicaceae

Eutrema edwardsii R.Br. Пойменные луговины; грядовые болота на скатах; вдоль водотоков; обычно.

Braya purpurascens (R.Br.) Bunge. Щебнисто-мелкоземистые участки склонов гор; редкотравные и куртинные дриадовые тундры на низких плато и скатах; спорадично.

Erysimum pallasii (Pursh) Fern. Приречные галечники (иногда растения с желтыми цветками); скалы; перегибы склонов на нагорные террасы; спорадично.

Cardamine bellidifolia L. Каменистые полигоны привершинных плато; бугорковато-пятнистые тундры на скатах; спорадично.

C.microphylla Adams. Склоны надпойменных террас; моховые луговины вдоль проток и ручьев; редко.

C.pratensis subsp. *angustifolia* (Hook) O.E.Schulz. Осоковые болота на шлейфах; вдоль ручьев, прорезающих шлейфо-террасы; редко.

Arabis petraea subsp. *umbrosa* (Turcz.) Tolm. Различные скалы; щебнистые склоны гор; речные галечники; вершинные плато; обычно.

Заселяя территории с самыми разными условиями обитания, этот вид обладает сильной изменчивостью.

Parrya nudicaulis (L.) Regel. Бугорковатые тундры на шлейфах; пятнистые тундры и луговины на разных элементах рельефа; обычно.

Alyssum obovatum (C.A.Mey.) Turcz. Приречные пески; галечниковые луговины по краю надпойменных террас; щебнистые и дресвяные участки на пологих склонах; спорадично.

Lesquerella arctica (Wormsk.) Wats. Щебнистые участки с дриадовой тундрой на горизонтальных поверхностях; крутые подвижные склоны в некоторые боковые долины, осыпи под скалами; локализация вида связана, по-видимому, с его кальцефилией; спорадично.

Draba alpina L. Скалы; приречные галечники; куртинные дриадовые тундры на плато и скатах на всех высотных уровнях; щебнисто-мелкоземистые осыпи; обычно.

D.barbata Pohle. Полосчатые и полигональные тундры на низких плато и скатах; спорадично.

Растет вместе с *D.pilosa*, от которой отличается только большей опушенностью, в связи с чем этот вид целесообразно рассматривать как подвид *D.pilosa*.

D.cinerea Adams. Скалы южной экспозиции на склонах гор; спорадично.

D.fladnizensis Wulf. Каменистые субстраты на разных высотных уровнях; пойменные луговины и редкотравные галечники; скалы; сухие луговины с фоном *Festuca viviparoidea* на южных склонах гор; обычно.

D.glacialis Adams. Скалы в нижнем поясе гор, нивальные участки на подножиях склонов; пойменные луговины на заиленных галечниках; сырые бугорковатые шлейфы с полосами поверхностного стока; обычно.

D.groenlandica Ekman (включая *D.parvisiliquosa* Tolm.). Скалы на склонах гор в нижнем поясе; сухие галечники вдоль отмерших проток; щебнисто-мелкоземистые участки на южных склонах гор с луговинами или редкотравьем; сухие луговины на верхнем перегибе шлейфо-террас; спорадично.

D.hirta L. Сырые бугорковатые тундры на шлейфах с полосами поверхностного стока; пойменные луговины, на которых популяции очень полиморфны, в частности включают в себя форму только с ресничками на узких прикорневых листьях; степоиды на скалах южных экспозиций; различные склоновые луговины; обычно.

D.juvenilis Kom. Сырые бугорковатые тундры на надпойменных террасах; полосы стока и долинки ручьев на шлейфо-террасах; луговины под склончиками террас в поймы; в замоховелых «карманах» скал; спорадично.

D.lactea Adams. Полигональные поверхности привершинных плато, скалы и осыпи под ними; проточные болота на скатах; щебнистые перегибы в долинки ручьев на шлейфо-террасах; обычно.

D.macrocarpa Adams. Каменисто-щебнистые участки на южных склонах гор на средних высотных уровнях с луговинами или редкотравьем; скалы на склонах гор; редко.

D.oblongata R.Br. Голые пятна на полосах поверхностного стока на шлейфах; щебнистые перегибы в долинки ручьев на шлейфо-террасах; спорадично.

D.ochroleuca Bunge. Нивальные участки на подножиях склонов; полигональные поверхности привершинных плато; полосы поверхностного стока на шлейфах; пойменные луговины на заиленных галечниках; спорадично.

D.pilosa DC. Щебнистые участки на плато и склонах гор; различные скалы; пойменные луговины; проточные болота на скатах; нивальные подножия склонов в долины, где популяции включают в себя растения, не отличающиеся от *D.barbata;* обычно.

D.pseudopilosa Pohle. Сухие луговины на склонах гор; полосы поверхностного стока и нивальные ложбины; скалы по бортам долин; спорадично.

Этот вид едва отличается от *D.lactea* и не заслуживает более высокого ранга, чем подвид последнего вида.

D.sambukii Tolm. Нивальные луговины на подножиях склонов в долины; редко.

D.subcapitata Simm. Редкотравные щебнистые участки на склонах гор; привершинные и низкие плато с редкотравьем; спорадично.

Cochlearia arctica Schlecht. ex DC. Пойменные галечники и луговины; спорадично.

Thlaspi cochleariforme DC. Приречные галечники; редко.

Crassulaceae

Sedum roseum (L.) Scop. Скалы в нижнем поясе гор; луговины на перегибах склонов на низкие нагорные террасы; обычно.

S.roseum subsp. *integrifolium* (Raf.) Hult. Скалы в нижнем поясе гор; луговины на осыпях под скалами; иногда представлен чистыми популяциями из небольшого количества особей; в других случаях пыльники имеют пурпуровый оттенок, но цветки 4-мерные; редко.

Saxifragaceae

Saxifraga bronchialis subsp. *funstonii* (Small) Hult. Пятнистые и щебнистые тундры на разных элементах рельефа; скалы; степоиды на южных склонах гор и холмов; возвышенные галечники; совместно произрастают растения с зеленой и красноватой окраской вегетативных органов; обычно.

S.cernua L. Скалы на разных высотных уровнях; щебнистые участки на склонах гор и на плато; приречные галечники и ивнячки; обычно.

S.cespitosa L. Скалы по бортам долин; щебнистые перегибы в долинки ручьев на шлейфо-террасах; галечниковые и склоновые луговины; обычно.

S.flagellaris subsp. *setigera* (Pursh) Tolm. Пятнистые и щебнистые тундры на склонах и горизонтальных участках гор; скалы на разных высотных уровнях; пышные луговины и степоиды на отдельных склонах; обычно.

S.foliolosa R.Br. Бугорковато-пятнистые тундры на скатах; нивальные луговины на подножиях склонов; сырые наилки вдоль водотоков; спорадично.

S.hieracifolia Waldst. et Kit. Луговины вдоль ручьев и речных проток на заиленных галечниках; бугорковатые тундры с пятнами голого суглинка на скатах; пышные луговины на склонах под скалами; редко.

S.hirculus L. Сырые тундры и полосы стока на шлейфах; вдоль поверхностных ручейков; обычно.

S.hyperborea R.Br. Нивальные участки на подножиях склонов; очень редко.

S.nelsoniana D.Don. Пойменные луговины; скалы в нижнем поясе гор; пышные луговины на отдельных склонах гор; спорадично.

S.nivalis L. Скалы; щебнистые участки на склонах гор; галечниковые и склоновые луговины; крупные локальные популяции нередко включают в себя var. *tenuis* Wahlenb., а также экземпляры переходного характера; обычно.

S.oppositifolia L. Щебнисто-дресвяные горизонтальные участки в горах на разных высотных уровнях; скалы; редко.

S.serpyllifolia subsp. *glutinosa* (Sipl.) Ju.Kozhevn. Щебнистые, пятнистые и дриадовые тундры на всех высотных уровнях; скалы; возвышенные галечники вдоль реки и проток; обычно.

Chrysosplenium alternifolium subsp. *tetrandrum* (Lund) Hult. Под кустиками и вдоль поверхностных ручейков на скатах в пойму р.Бол. Боотанкага; сырые луговины на надпойменных и нагорных террасах; спорадично.

Rosaceae

Potentilla arenosa (Turcz.) Juz. Скалы в нижнем поясе гор; редко.

P.hyparctica Malte. Пойменные и нивальные луговины; прирусловые ивнячки; скалы в нижнем поясе гор; спорадично.

P.nivea L. Различные скалы; щебнистые и каменистые участки на склонах гор; обычно.

P.nivea subsp. *hookerana* (Lehm.) Hiit. Разные скалы; обычно.

P.uniflora Ledeb. Дриадовые тундры на разных уровнях; каменистые участки с редкотравьем на высоких нагорных террасах и седловинах; обычно.

P.uniflora subsp. *vahliana* (Lehm.) Hiit. Перегибы склонов на нагорные террасы; дриадовые куртинные тундры на самих нагорных террасах; спорадично.

Novosieversia glacialis (Adams) F.Bolle. Вдоль поверхностных ручейков на шлейфах; горизонтальные щебнистые участки в горах; бугорковатые тундры с пятнами голого суглинка или островными каменистыми россыпями на скатах; обычно.

Dryas octopetala L. Скалы в нижнем поясе гор; влажные тундры, обогащенные разнотравьем, на склонах гор и их шлейфах; замоховелые пески с редкими кустиками ив на внутренних участках надпойменных террас; спорадично.

D.octopetala subsp. *punctata* (Juz.) Hult. Доминант дриадовых тундр на различных элементах рельефа; разные скалы; приречные галечники; обычно.

На дресвяной поверхности с редкотравьем на плато низкой горы встречена популяция растений с безлепестными цветками.

Fabaceae

Astragalus alpinus L. Пойменные луговины и галечники речек и ручьев; различные скалы, в том числе со степоидами в нижнем поясе гор; обычно.

A.frigidus (L.) Bunge. Пойменные луговины; евтрофные шлейфы под массивами скал; редко.

A.richardsonii Sheld. Приречные галечники и пески; обычно.

A.umbellatus Bunge. Различные типы тундр; приречные галечники; скалы на всех высотных уровнях; обычно.

Oxytropis arctica subsp. *taimyrensis* Jurtz. Скалы южной экспозиции в нижнем поясе гор; степоиды на южных склонах гор и холмов из рыхлых отложений; редко.

O.mertensiana Turcz. Сырые пятнистые и бугорковатые тундры на покатых днищах распадков и на нагорных террасах; редко.

O.middendorffii Trautv. Пойменные луговины и галечники; скалы в нижнем поясе гор; степоиды и луговины на склонах гор и долинных возвышений; обычно.

O.nigrescens (Pall.) Fisch. Пятнистые и щебнистые тундры по всему высотному профилю, за исключением вершинных плато; дресвяные поверхности с редкотравьем на горизонтальных участках; речные галечники; степоиды на южных склонах гор и холмов; обычно.

O.putoranica Ivanova (*O.norinii* Ju. Kozhevn.). На дресве вершинного плато низкого скалистого отгорка в 12 км от устья р.Бол.Боотанкага; только здесь.

Hedysarum hedysaroides subsp. *arcticum* (B.Fedtsch.) P.W.Ball. Пойменные луговины; скалы в нижнем поясе гор; кассиопейные тундры на склонах гор и прилавков; спорадично.

Onagraceae

Chamaerion latifolium (L.) Holub. Приречные галечники и ивнячки; спорадично.

Epilobium davuricum subsp. *arcticum* (L.) P.H.Raven. Полосы поверхностного стока на шлейфах с луговинной тундрой; редко.

E.palustre L. Сырые бугорковатые тундры на надпойменных террасах; иногда популяции составлены исключительно белоцветковыми растениями; редко.

Apiaceae

Pachypleurum alpinum Ledeb. Скалы в нижнем поясе гор; луговины и степоиды на склонах гор и холмов; прирусловые ивнячки; обычно.

Pyrolaceae

Pyrola rotundifolia L. Скалы в нижнем поясе гор; каменные развалы на месте разрушенных останцов на скатах в долины; редко.

Ericaceae

Ledum palustre subsp. *decumbens* (Ait.) Hult. Скалы в нижнем поясе гор; бугры на шлейфах; бугорковатые тундры на надпойменных террасах; спорадично.

Cassiope tetragona (L.) D.Don. Доминант на нижних участках склонов гор и прилегающих шлейфах в местах надува снега зимой; бугорковатые тундры с пятнами голого суглинка или каменными россыпями на скатах; обычно.

Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus* (Lodd.) Hult. Разрушенные останцы на скатах в пойму р.Бол.Ботанкага; скальные луговины; на южных склончиках в долинки ручьев, прорезающих шлейфо-террасы; редко.

V.uliginosum subsp. *microphyllum* Lange. Холмики по краю долины р.Бол. Ботанкага; небольшие скалы в долинках, прорезающих шлейфо-террасы; редко.

Primulaceae

Androsace chamaejasme subsp. *arctisibirica* Korobk. Пятнистые и лоскутные тундры на низких нагорных террасах и склонах гор; сырые бугорковатые тундры на шлейфах; приречные галечники; различные скалы; обычно.

A.triflora Adams. Скалы по бортам долин; щебнисто-дресвяные осыпи на разных высотных уровнях; поверхности привершинных плато; спорадично.

Plumbaginaceae

Armeria maritima subsp. *arctica* (Cham.) Hult. Приречные галечники; спорадично.

Polemoniaceae

Polemonium boreale Adams. Пойменные луговины; скалы в нижнем поясе гор; обычно.

Boraginaceae

Myosotis suaveolens subsp. *asiatica* (Vestergr.) Ju. Kozhevn. Скалы; степоиды на южных склонах гор и холмов в долине; дресвяные поверхности низких плато и горных террас, где растения сильно мельчают; галечниковые луговины; спорадично.

Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge. Нивальные луговины у подножий склонов; полосы поверхностного стока на шлейфах; обычно.

E.villosum subsp. *pulvinatum* Petrovsky. Щебнисто-дресвяные участки на высоких нагорных террасах и седловинах; спорадично.

Scrophulariaceae

Lagotis glauca subsp. *minor* (Willd.) Hult. Поверхностные ручейки на шлейфах; бугорковато-каменистые поверхности нагорных террас; прирусловые ивнячки; спорадично.

Pedicularis amoena Adams. Скалы в нижнем поясе гор; редко.

P.capitata Adams. Полосы поверхностного стока на шлейфах; луговины вдоль водотоков; спорадично.

P.dasyantha Hadač. Дриадовые тундры на каменистых склонах прилавков; пятнистые тундры на нагорных террасах; редко.

P.hirsuta L. Сырые тундры на шлейфах и скатах; моховые участки в поймах; спорадично.

P.lapponica L. Евтрофные шлейфы под массивами скал; очень редко.

P.oederi Vahl. Луговины на надпойменных террасах; полосы поверхностного стока на шлейфах; спорадично.

P.sudetica subsp. *albolabiata* Hult. Осоковые болота в долинах; полосы поверхностного стока на шлейфах; спорадично.

P.sudetica subsp. *interioroides* Hult. Сырые бугорковатые тундры на скатах; редко.

P.verticillata L. Пойменные и приручьевые луговины; степоиды на южных склонах; каменистые осыпи среди скал и под ними; спорадично.

P.villosa Ledeb. ex Spreng. Приречные пески и галечники; спорадично.

Adoxaceae

Adoxa moschatellina L. Низкий ивняк на надпойменной террасе боковой речки в долине, в 5 км выше устья р.Бол. Боотанкага; только здесь.

Valerianaceae

Valeriana capitata Pall. ex Link. Пойменные луговины; скалы в нижнем поясе гор; обычно.

Asteraceae

Erigeron eriocalyx (Ledeb.) Vierh. Степоиды на южных склонах гор и холмов; пышные луговины на склонах; вдоль ручьев, прорезающих шлейфо-террасы; спорадично.

E.silenifolius (Turcz.) Botsch. Приречные галечники; обычно.

Antennaria villifera Boriss. Вдоль горных ручьев в нижнем поясе гор; в популяциях присутствует var. *angustifolia* Ju.Kozhevn.; редко.

Dendranthema zawadskii (Herbich) Tzvel. Приречные галечники и пески; скалы по бортам долин; степоиды на южных склонах гор и холмов; щебнистые перегибы в долинки ручьев на шлейфо-террасах; спорадично.

Указание на «почти облигатную кальцефилию» этого вида (Арктическая..., 1987) в горах Бырранга, а также на плато Путорана не подтверждается.

Artemisia borealis Pall. Приречные пески и галечники; спорадично.

A.sericea Web. ex Stechm. Скалы южной экспозиции на склоне горы; пышная луговина под скалами в верхней части низкой горы; вид найден в двух названных местах в небольшом количестве.

Растения весьма мелкие (до 15 см выс.), интенсивно опушенные. Несмотря на огромный отрыв от основной области своего распространения, *A.sericea* с гор Бырранга укладывается в пределы изменчивости этого вида в Якутии.

A.tilesii Ledeb. Пойменные луговины и ивнячки, нивальные участки на подножиях склонов; скалы в нижнем поясе гор; спорадично.

Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb. Скалы и луговины под скалами; залуговелые опесчаненные галечники отмерших проток; обогащенные разнотравьем пятнистые тундры на склонах гор в нижнем поясе; обычно.

S.tilesii subsp. *putoranica* Ju.Kozhevn. Скалы; редко.

Petasites frigidus (L.) Fries. Ивнячки на поверхностных ручейках на скатах; очень редко.

P.sibiricus J.F.Gmel. Скалы в нижнем поясе гор; травяные ивнячки над боковыми речками; спорадично.

Arnica iljinii (Maguire) Iljin. Скалы по бортам долин и на склонах гор; спорадично.

Senecio atropurpureus (Ledeb.) B.Fedtsch. Бугорковатые болота на надпойменных террасах; галечники вдоль отмерших проток с пятнами сырых наилков; спорадично.

S.resedifolius Less. Пятнистые и щебнистые тундры на разных элементах рельефа; скалы; полосы поверхностного стока на шлейфах; крутые подвижные склоны в долины; обычно.

S.tundricola Tolm. Степоиды и луговины на южных склонах гор и холмов; спорадично.

Crepis nana Richards. Щебнисто-мелкоземистые участки на склонах гор и холмов; очень редко.

Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst. Под скалами в каньонах; степоиды на южных склонах гор и холмов; пойменные луговины; вдоль водотоков, врезанных в шлейфо-террасы; обычно.

T.macilentum Dahlst. Пойменные луговины; небольшие ивнячки вдоль ручьев на шлейфо-террасах; песчано-илистые берега речек; обычно.

T.phymatocarpum J.Vahl. Щебнистые тундры на скатах в верхнем поясе гор; редко.

T.sibiricum Dahlst. Песчано-илистые берега речек; редко.

Всего в изученном районе обнаружено 205 видов. Некоторые из них включают в себя по 2—3 подвида. По встречаемости таксонов получены показатели: 68 обычны, 69 спорадичны и 81 редки.

По сравнению с флорой бассейна р.Малахай-тари изученная флора беднее не только в целом, но и по составляющим встречаемости видов и подвидов. Если во флоре бассейна р.Малахай-тари больше было видов с встречаемостью «обычно» (почти 50 %), то в данном районе эта категория уступает категории «редко», составляя только 33 %. Видов со встречаемостью «редко» в бассейне р.Бол. Боотанкага 43 %.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Вып. 10. Л.: Наука, 1987. 411 с. — *Кожевников Ю.П.* Сосудистые растения бассейна р.Малахай-тари (юго-восток гор Бырранга) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1362—1371. — *Флора* Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. Т. 2. 360 с.; Т. 3. 279 с.

Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 III 1992

УДК 581.55:582.623.2(571.651)

Н. А. Секретарева

ХАРАКТЕРИСТИКА АССОЦИАЦИЙ КУСТАРНИКОВЫХ ИВ СЫРЫХ И ВЛАЖНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ (ВОСТОК ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА)

N. A. SEKRETAREVA. THE CHARACTERISTICS OF THE SHRUBBY WILLOW ASSOCIATIONS OF THE WET AND MOIST HABITATS (THE EASTERN PARTS OF THE CHUKOTKA PENINSULAR)

Дана характеристика 4 ассоциаций кустарниковых ив, сообщества которых приурочены к избыточно увлажненным, слабо либо умеренно дренированным местообитаниям. В нижних ярусах сообществ данных ассоциаций господствуют мезогигрофильные и гигромезофильные травы, что отличает эти сообщества от других типов ивняков, где основную роль играют мезофильные травы, характерные для лугов и мезотрофных тундр. Характерен сплошной и мощный моховый покров: на микроповышениях доминируют зеленые тундровые и сфагновые, а в мочажинах — гигрофильные виды мхов.

Данная статья завершает цикл публикаций (Секретарева, 1989, 1990, 1991), посвященных обзору сообществ кустарниковых ив востока Чукотского п-ова. В районе исследования к избыточно увлажненным, слабо либо умеренно дренированным местообитаниям приурочены сообщества 4 ассоциаций — Carici stantis—Salicetum lanatae, Carici membranaceae—Salicetum lanatae, Petasito frigidi—

Salicetum lanatae, Rubo chamaemori—Salicetum pulchrae. По флористическому составу мы относим их к группе заболоченных ивняков, характеризующихся господством в нижних ярусах мезогигрофитов и гигромезофитов. Для всех 4 ассоциаций характерно присутствие диагностических групп видов *Carex stans* и *Petasites frigidus* (Секретарева, 1989), что отличает их от других типов ивняков, тогда как виды диагностической группы *Solidago compacta,* включающей в себя виды умеренно увлажненных местообитаний, столь характерных для ивняков лугового и луговинно-тундрового типов, здесь не играют существенной роли. В зависимости от трофности и кислотности почв заболоченные ивняки различаются между собой по диагностическим группам видов *Saxifraga hirculus* и *Empetrum subholarcticum* (Секретарева, 1989).

Сообщества названных ассоциаций в целом приурочены к менее благоприятным для произрастания кустарниковых ив местообитаниям. Наиболее характерны они для ложбин стоков на пологих склонах и шлейфах сопок, обычны по переувлажненным берегам ручьев на склонах сопок и в долинах рек.

Верхний кустарниковый ярус этих сообществ в зависимости от степени дренированности почв имеет различные сомкнутость и высоту. Чаще встречаются малосомкнутые (40—60 %) и невысокие (0.5—0.8 м) сообщества. Лишь по берегам ручьев, где дренаж значительно лучше, встречаются более сомкнутые (70—80 %) сообщества с высотой кустарникового яруса до 1.2—1.5 м. В целом для них, как и для луговинно-тундровых ивняков, очень характерно мозаичное сочетание отдельных куртин ив с прогалинами-полянами, где эдификаторная роль кустарников снижается; при сильном заболачивании происходит постепенное выпадение кустарников. Исключение составляют гомогенные сообщества Petasito frigidi—Salicetum lanatae, в которых верхний ярус кустарника имеет высокую сомкнутость (65—95 %).

В нижнем ярусе господствуют мезогигрофильные и гигромезофильные травы — влаголюбивое разнотравье, осоки и пушицы. Кустарнички обильны только в сообществах лучше дренированных верхних и центральных частей ложбин стока. В других местообитаниях их роль невелика, а при сильном заболачивании они полностью выпадают.

В сплошном моховом покрове в зависимости от выраженности микрорельефа преобладают различные виды мхов. Для микроповышений характерны зеленые тундровые и сфагновые, а для мочажин — гигрофильные виды мхов.

Ассоциация Carici stantis—Salicetum lanatae ass. nov.
(см. таблицу, *А*)

Для сообществ данной ассоциации основную роль играют виды диагностической группы *Carex stans*, характерны также присутствие видов диагностических групп *Saxifraga hirculus* и *Petasites frigidus*, полное отсутствие видов группы *Solidago compacta* (Секретарева, 1989).

Сообщества этой ассоциации приурочены к избыточно увлажненным, слабо проточным участкам пологих шлейфов сопок, речных и нагорных террас, сырым седловинам, встречаются в нижних частях ложбин стока, по заболоченным берегам озер, рек и лагун. Ивы здесь, как правило, сильно угнетены и образуют разреженные сообщества только благодаря некоторому дренажу; при увеличении заболачивания они постепенно выпадают.

Верхний ярус 0.4—0.8 м выс. (изредка до 1.0—1.2 м), сложен подвидом *Salix lanata* subsp. *richardsonii,*[1] который образует в основном малосомкнутые сообщества (40—60 %).

---

[1] Латинские названия мхов приводятся по «Определителю листостебельных мхов Арктики СССР» (1961), лишайников — по работе И. И. Макаровой и А. Е. Катенина (1979), сосудистых растений — по «Обзору географического распространения...» (Юрцев и др., 1979а, б) и «Арктической флоре СССР» (1980, 1984, 1986, 1987).

В нижнем ярусе доминируют мезогигрофильные травы, среди которых господствуют осоки и пушицы, в основном *Carex stans* и *Eriophorum polystachyon*. Из злаков и разнотравья здесь обильно представлены *Arctagrostis latifolia, Rubus chamaemorus, Petasites frigidus, Saxifraga hirculus,* реже — *Equisetum arvense* subsp. *boreale*. Другие виды встречаются редко и малообильно. Кустарнички представлены лишь в сообществах, занимающих относительно дренированные местообитания.

В ассоциации в зависимости от степени дренированности местообитаний выделяется два варианта. Первый вариант (var. typicum) охватывает сообщества, приуроченные к лучше аэрируемым субстратам с меньшей застойностью влаги. Чаще эти сообщества занимают переувлажненные участки пологих шлейфов и ложбин стока. Здесь при относительном господстве осок (реже и пушиц) в нижнем ярусе хорошо представлено разнотравье, встречаются кустарнички. При усилении заболачиваемости повышается обилие *Eriophorum polystachyon*, и наоборот, резко снижаются разнообразие и обилие разнотравья, выпадают кустарнички, становится ниже видовая насыщенность сообществ. Таким образом, второй вариант (var. Eriophorum polystachyon) представляет собой обедненные сообщества основного варианта. В зависимости от характера подстилающих пород во флористическом составе сообществ имеются некоторые различия, но они выражены менее четко, чем в ивняках других типов.

В сплошном моховом покрове на микроповышениях обычно господствуют *Tomenthypnum nitens* и *Aulacomnium palustre*, менее обильно представлены *Drepanocladus uncinatus*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, виды родов *Bryum* и *Mnium*. В мочажинах доминируют *Drepanocladus revolvens*, *Paludella squarrosa*, виды рода *Calliergon (C. giganteum, C. richardsonii, C. sarmentosum)*, очень обычны и виды родов *Campylium (C. polygamum, C. stellatum), Cinclidium (C. arcticum, C. latifolium), Meesia (M. trifaria, M. triquetra, M. uliginosa)*. В сообществах, приуроченных к выходам карбонатных пород, в моховом покрове обычны кальцефильные виды: *Catoscopium nigritum, Cinclidium stygium, Cyrtomnium hymenophyllum, Drepanocladus intermedius, Mnium stellare;* увеличивается обилие *Tomenthypnum nitens,* который становится основным доминантом.

Ассоциация Carici membranaceae—Salicetum lanatae ass. nov.
(см. таблицу, *B*)

Для сообществ этой ассоциации в отличие от предыдущей характерно присутствие видов диагностической группы *Solidago compacta,* хотя они и не играют большой роли. Основной диагностической группой для ассоциации является *Saxifraga hirculus,* по-прежнему значительно участие видов диагностических групп *Carex stans* и *Petasites frigidus* (Секретарева, 1989).

Сообщества данной ассоциации приурочены к сырым ложбинам стока на склонах и шлейфах сопок.

Верхний ярус от 0.5 до 1.5 м выс., сложен кустарником *Salix lanata* subsp. *richardsonii,* образующим малосомкнутые (40—60 %) или (реже) более сомкнутые (65—85 %) сообщества.

В травяно-кустарничковом нижнем ярусе основными доминантами большинства сообществ являются *Salix reticulata, Equisetum arvense* subsp. *boreale, Carex membranacea.* Роль этих видов меняется в зависимости от положения сообществ в разных частях ложбин стока. По мере увеличения увлажнения сверху вниз происходит ряд смен основных доминантов. В верхних хорошо дренированных частях ложбин стока преобладают сообщества с господством *Salix reticulata* и *Equisetum arvense* subsp. *boreale; Carex membranacea* присутствует в незначительном обилии. Достаточно богаты эти сообщества и разнотравьем. Ниже

Характеристика ассоциаций Carici stantis—Salicetum lanatae, Carici membranaceae—Salicetum lanatae, Petasito frigidi—Salicetum lanatae и Rubo chamaemori—Salicetum pulchrae

Ассоциации	Carici stantis—Salicetum lanatae (*A*)										Carici membranaceae—Salicetum lanatae (*B*)									
Субассоциации	Typicum										Typicum									
Варианты	Eriophorum polystachyon					typicum					typicum					Dryas integrifolia				
Номера описаний	*1*/48	*2*/36	*3**/92	*4*/86	*5*/32	*6*/28	*7*/31	*8**/65	*9*/85	*10*/47	*11*/73	*12*/95	*13**/33	*14*/94	*15*/19	*16*/5	*17*/25	*18*/11	*19**/62	*20*/44
Проективное покрытие, %																				
Кустарники	60	45	55	55	55	40	80	55	60	60	60	70	55	85	55	60	60	45	55	40
Кустарнички	+	+	+	+	—	5	5	10	15	25	5	60	75	35	65	10	70	55	70	75
Злаки	+	+	+	+	20	5	10	5	+	5	+	+	1	+	1	+	+	5	5	+
Осоковидные	95	95	95	90	80	40	45	55	65	85	70	55	25	10	10	10	10	25	25	60
Разнотравье	1	5	5	10	15	60	50	35	35	50	60	35	85	85	90	55	75	70	75	55
Мхи	100	100	100	100	100	100	100	100	95	100	100	95	100	90	90	80	90	100	100	100
Общее число видов цветковых	8	13	11	13	14	24	16	24	19	14	20	20	31	14	33	22	44	42	37	29
Дифференцирующие виды ассоциаций Carici stantis—Salicetum lanatae, Carici membranaceae—Salicetum lanatae, Petasito frigidi—Salicetum lanatae																				
Salix lanata subsp. *richardsonii*	4	3	4	4	4	3	5	4	4	4	4	4	4	5	4	4	4	3	4	3
S. reticulata		r		r		1	1	1	2	1	1	3	3	2	3	1	3	3	3	4
Дифференцирующие виды ассоциации Rubo chamaemori—Salicetum pulchrae																				
Salix pulchra						1			+				+							
Empetrum subholarcticum																				
Vaccinium uliginosum subsp. *microphyllum*													+				1			
Ledum decumbens																				
Betula exilis																				
Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus*																				
Gentiana glauca																				
Polygonum tripterocarpum																				
Pyrola incarnata																				
Дифференцирующие виды ассоциаций Carici stantis—Salicetum lanatae и Carici membranaceae—Salicetum lanatae																				
Saxifraga hirculus	+	+	1	2	1	1	2	1	+	1	+	1	+	+	1	+	+	1	1	r
Pedicularis oederi					r			r	r			r		+			+		r	r
Saxifraga hieracifolia subsp. *longifolia*		+				r	r						+		+		+	+	+	
Juncus leucochlamys var. *borealis*		+		r						+	+		r		+		+	+		
Equisetum scirpoides				+		+			+				r	r			+			
Gastrolychnis apetala								+								+	+	+	+	
Pedicularis sudetica subsp. *interioroides*				r		r						+						+	+	

	Petasito frigidi—Salicetum lanatae *(C)*										Rubo chamaemori—Salicetum pulchrae *(D)*										Постоянство			
	Typicum										Typicum													
	typicum										typicum					Vaccinium subsp. uliginosum								
	21/66	*22*/47	*23*/1	*24**/26	*25*/2	*26*/30	*27*/29	*28*/68	*29*/33	*30*/38	*31*/24	*32*/25	*33**/39	*34*/52	*35*/3	*36*/109	*37**/108	*38*/35	*39*/46	*40*/11	*A*	*B*	*C*	*D*
Проективное покрытие, %																								
	65	85	90	95	95	90	95	95	75	85	75	65	75	55	80	40	70	70	45	50				
	5	-	+	+	-	15	+	5	5	+	3	-	+	-	+	40	50	45	35	60				
	+	-	-	+	+	-	+	+	-	3	5	10	+	5	+	+	+	5	5	2				
	5	-	5	+	-	-	-	-	5	5	+	+	+	2	3	+	+	-	5	15				
	80	85	85	90	60	75	80	75	80	90	80	75	30	75	15	90	95	70	50	25				
	100	100	100	100	100	100	100	90	100	100	100	100	100	100	95	90	100	100	100	90				
	21	12	15	12	15	20	15	16	19	22	23	14	18	17	21	18	17	19	26	27				
Дифференцирующие виды ассоциаций Carici stantis—Salicetum lanatae, Carici membranaceae—Salicetum lanatae, Petasito frigidi—Salicetum lanatae																								
	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5					3						V	V	V	I
	+		r	+		2	+	1	1	+			r		+				+	+	IV	V	IV	II
Дифференцирующие виды ассоциации Rubo chamaemori—Salicetum pulchrae																								
	+	r	+								5	4	5	4	3	3	4	4	3	3	I	I	I	V
											+		+		+	+	1	r	1	+	—	—	—	IV
													r			3	3	r	2	3	—	I	—	III
											+	r					1	+	+	r	—	—	—	III
																1	1			1	—	—	—	II
													r			+	+	r			—	—	—	II
																							—	
														+			r			+	—	—	—	II
																+		r		2	—	—	—	II
																		2	+		—	—	—	I
Дифференцирующие виды ассоциаций Carici stantis—Salicetum lanatae и Carici membranaceae—Salicetum lanatae																								
	r						+			+											V	V	II	—
																					II	III	—	—
																					II	III	—	—
																					II	III	—	—
	+																				II	II	—	—
																					I	II	I	—
																					I	II	—	—

Ассоциации	Carici stantis—Salicetum lanatae (*A*)										Carici membranaceae—Salicetum lanatae (*B*)									
Субассоциации	Typicum										Typicum									
Варианты	Eriophorum polystachyon					typicum					typicum					Dryas integrifolia				
Номера описаний	*1*/48	*2*/36	*3**/92	*4*/86	*5*/32	*6*/28	*7*/31	*8**/65	*9*/85	*10*/47	*11*/73	*12*/95	*13**/33	*14*/94	*15*/19	*16*/5	*17*/25	*18*/11	*19**/62	*20*/44
Дифференцирующие виды ассоциации Carici stantis—Salicetum lanatae																				
Carex stans	3	5	3	5	3	2	3	3	4	4			1		+		+	r	1	2
Eriophorum polystachyon	4	1	3	+	3	2	+	+	+	+	+		+				+	+	+	
E. russeolum			+		+			r												
Carex rariflora			1					+												
Дифференцирующие виды ассоциации Carici membranaceae—Salicetum lanatae																				
Carex membranacea		+	r	r				1		1	4	4	2	2	1	2	1	2	2	3
Anemone parviflora								r				+	+		+		2	+	+	1
Thalictrum alpinum								+			+	+	+		1		+		+	+
Equisetum variegatum										+		+			+	+	+	+	+	1
Дифференцирующие виды варианта Dryas integrifolia																				
Dryas integrifolia																1	2	2	2	2
Cardamine digitata								+	r								+	+	+	r
Прочие виды цветковых																				
Equisetum arvense subsp. *boreale*		r		r	+	+		2	2	3	4	2	4	5	5	3	2	3	4	3
E. sylvaticum																				
Petasites frigidus					1	3	2	+							+		1	+	+	+
Anemone richardsonii					+	+					1		+	+	+		+		+	
Polemonium acutiflorum					1	1	+	+										r	+	r
Valeriana capitata					+	1	+	r									r	+	+	r
Polygonum viviparum		+		r		+	+	+	r	+	r	+	+		+	r	+	+	1	+
Arctagrostis latifolia	+		r	+		+	2	1	+	1						+	+	1	+	+
Poa arctica	r	r		r		+			+	+	r		+		r	+			+	r
Rubus chamaemorus							2	1	2				1				3	+	+	+
Pedicularis capitata							+		r				r			r	+	r	+	
Rumex arcticus	r	+	r						+	+		+			+	r	+	+	+	
Saxifraga nelsoniana						1	r	r			+		r				+		r	
Salix chamissonis	+	r	+					+		2	+	2	3	2	3					
Artemisia arctica subsp. *ehrendorferi*											r		+		r		+		r	
Dodecatheon frigidum								r			r		r				2			1
Salix polaris						+	r								1		1	+	1	r
Parnassia kotzebuei											r	r	r	r	+		+	r	+	
Arctagrostis arundinacea											r	+	+	r	+				1	

Petasito frigidi—Salicetum lanatae *(C)*										Rubo chamaemori—Salicetum pulchrae *(D)*										Постоянство			
Typicum										Typicum													
typicum										typicum					Vaccinium subsp. uliginosum								
21/66	*22*/47	*23*/1	*24**/26	*25*/2	*26*/30	*27*/29	*28*/68	*29*/33	*30*/38	*31*/24	*32*/25	*33**/39	*34*/52	*35*/3	*36*/109	*37**/108	*38*/35	*39*/46	*40*/11	*A*	*B*	*C*	*D*
Дифференцирующие виды ассоциации Carici stantis—Salicetum lanatae																							
+		r						+	r	r		+	+	+		+				V	III	II	III
															r	r				V	III	—	I
																				II	—	—	—
																				I	—	—	—
Дифференцирующие виды ассоциации Carici membranaceae—Salicetum lanatae																							
+		+	r					+	+						+			+		III	V	III	I
				r	2		+	r	r											I	IV	III	—
+		r		r	+			r											1	I	IV	III	I
																				I	IV	—	—
Дифференцирующие виды варианта Dryas integrifolia																							
																				—	III	—	—
			r			+	+							+				+		I	II	II	I
Прочие виды цветковых																							
3	1	5	4	4	2	3	3	5	5	2	2	1	+	+		+	+	1	1	IV	V	V	V
															4					—	—	I	—
2	3	1	3	1	2	3	3	2	2	3	3	2	3	+	1	3	+	2		II	III	V	V
2	2	2	2	2	2	1	2	1	+	+				+		r	2	r		I	III	V	III
1	+	r	+	1	1	2	+	+	+	r	r	r	+	+		+		+		II	II	V	IV
+	r		+	1	+	+	+		+	+			1	+				r		II	II	IV	II
r					+							r			r		r		1	IV	V	I	II
+			r	r			+			+	+	r			+		r	1		IV	III	II	III
						+				r		+	+	r	r	+	1	+	+	III	III	I	V
2	3	1	+							+	r	+	3		+	4		1		II	III	II	IV
						+	r	r	r	+	r		+	r	r		1	+	r	I	II	II	IV
	r					r			+	1	r	+		r	2			+		III	III	II	III
r	r	r		+				+	+	1		+	+	1			+	2		II	II	III	III
+		r						+							+		3	2	2	III	III	II	II
r					+			r	r	1	2		1	r			3	r	2	—	III	II	IV
r	2			+	+		1	+												I	II	III	—
					1	+		+												I	III	II	—
					+		+													—	IV	I	—
									+				1						+	—	III	I	I

Ассоциации	Carici stantis—Salicetum lanatae (*A*)										Carici membranaceae—Salicetum lanatae (*B*)									
Субассоциации	Typicum										Typicum									
Варианты	Eriophorum polystachyon					typicum					typicum					Dryas integrifolia				
Номера описаний	*1*/48	*2*/36	*3**/92	*4*/86	*5*/32	*6*/28	*7*/31	*8**/65	*9*/85	*10*/47	*11*/73	*12*/95	*13**/33	*14*/94	*15*/19	*16*/5	*17*/25	*18*/11	*19**/62	*20*/44
Cardamine pratensis																			+	
Chrysosplenium tetrandrum			+		r	+			r											
Pentaphylloides fruticosa									+			1	r	+	+					
Cerastium beeringianum						r							r		r			r	r	
Stellaria ciliatosepala									+								r			r
Draba juvenilis																r		+		r
Pedicularis langsdorffii																r	+	r	+	
Solidago compacta												r	+		1					
Aconitum delphinifolium subsp. *paradoxum*											r									
Andromeda polifolia												r	r		+			+		
Carex lugens														r				1	r	
Saxifraga foliolosa													+				r			
Artemisia tilesii																				
Мхи																				
Drepanocladus revolvens	1	2	1		+			1		3		+		1	3	2				
Calliergon sarmentosum	2	2	1					1			3									
C. giganteum	2		1	2			1	1	1			+		+					+	
Paludella squarrosa	2	2	1											+						
Bryum pseudotriquetrum																1		+	+	
Hypnum lindbergii																			+	
Brachythecium sp.							+												+	
B. salebrosum																		+		
B. latifolium																				
Philonotis fontana											+									
Thuidium recognitum																				
Sphagnum squarrosum																				
S. warnstorfii			+																	
S. teres																				
Polytrichum fragile						+														
Pleurozium schreberi																				
Tomenthypnum nites	1	1	2	3	5	3	4	4	3	2	2	2	3	2	2	1	4	3	4	3
Drepanocladus uncinatus			+		+	+		2			2	2	2	2			+			

Petasito frigidi—Salicetum lanatae (*C*)										Rubo chamaemori—Salicetum pulchrae (*D*)										Постоянство			
Typicum										Typicum													
typicum										typicum					Vaccinium subsp. uliginosum								
21/66	22/47	23/1	24*/26	25/2	26/30	27/29	28/68	29/33	30/38	31/24	32/25	33*/39	34/52	35/3	36/109	37*/108	38/35	39/46	40/11	*A*	*B*	*C*	*D*
+		+	+	+				+	1				+					+		—	I	III	I
						+			+											II	—	I	—
																			+	I	II	—	I
										r									r	I	II	—	I
												r	+					r	+	I	I	—	II
						r	r	r						+						—	II	II	I
									r					r						—	II	I	I
					+														+	—	II	I	I
									+	+	r		+				1			—	I	I	II
															r			+		—	II	—	I
																		1	2	—	II	—	I
												r						r	r	—	I	—	II
				r	+		r							+					+	—	—	II	I
Мхи																							
	+							+															
+		+						2				+			+	+		+					
+		+	+																				
			+					2	+			+											
1		1						2	1														
2		2	2	2					2														
1		1	1		2	+	1																
		1		1					1														
								1	1														
+		+	+					+	+														
		+	+	1																			
												2			2	2							
												2			2	2		3	1				
												1						3					
												+				+							
															+	+							
	3	+	+		+	3	3		+			1			2	2		1	+				
	2		2	2	2		2		2			+							1				

Ассоциации	Carici stantis—Salicetum lanatae (*A*)										Carici membranaceae—Salicetum lanatae (*B*)									
Субассоциации	Typicum										Typicum									
Варианты	Eriophorum polystachyon					typicum					typicum					Dryas integrifolia				
Номера описаний	1/48	2/36	3*/92	4/86	5/32	6/28	7/31	8*/65	9/85	10/47	11/73	12/95	13*/33	14/94	15/19	16/5	17/25	18/11	19*/62	20/44
D. intermedius					+	1											2	2	2	2
Aulacomnium palustre			2	2		+			2				3				+			
Hylocomium splendens var. *alaskanum*			+			1		+	+		+	1	1							1
Bryum sp.					+	+	+			+	+	+		+			+			
Campylium stellatum			+	+				+	+			+		+	2	2		+	1	
C. polygamum					+	+											+			
Cyrtomnium hymenophyllum					+	+											+		+	
Climacium dendroides								+						+				+	+	
Mnium rugicum			+					+									+	+	+	
M. curvatulum					+		+													
M. pseudopunctatum											2									
Orthothecium chryseum																		+	+	
Distichium capillaceum																	+			
Ditrichium flexicaule																		+		
Cinclidium sp.	+	2								+										
C. arcticum			+					+				+						+	+	
Philonotis tomentella			+		+													+		
Meesia uliginosa			+											+						
M. trifaria								+											+	
Polia cruda												+		+			+			
Drepanocladus aduncus var. *polycarpus*																2			1	

Примечание. Верхняя цифра в графе номера описаний обозначает порядковый номер описания, нижняя — его номер по полевому дневнику.

Единично с низкой константностью встречены: *Dupontia psilosantha* (*5* — 2); *Saxifraga cernua* (*5, 6, 31, 33* — r); *Cardamine hyperborea* (*6, 29* — +; *25, 30* — r); *Carex tripartita* (*6* — +; *31, 32* — r); *Senecio frigidus* (*7, 20* — r; *16* — +); *Pedicularis sudetica* subsp. *albolabiata* (*8* — +; *15, 18, 20* — r); *Carex podocarpa* (*11, 13* — r; *17, 19* — +); *Wilhelmsia physodes* (*11* — +; *15* — *1*; *23, 30* — r); *Eutrema edwardsii* (*12, 20* — r; *16* — +); *Salix alaxensis* (*12, 15* — r); *Carex scirpoidea* (*14, 15, 17* — +; *18* — r); *Cardamine victoris* (*15* — r; *16, 17* — +); *Claytonia eschscholtzii* (*15, 16, 18* — r); *Juncus biglumis* (*15, 17* — +); *Saussurea angustifolia* (*15, 40* — +; *17, 18* — r); *Draba pilosa* (*16* — *1*); *Minuartia arctica* (*16* — r); *Papaver macounii* (*16, 17, 18, 20* — r); *Gentiana prostrata* (*17* — r; *20* — +); *Lagotis minor* (*17* — +; *25* — r); *Minuartia rossii* subsp. *elegans* (*17, 18* — +); *Senecio kjellmanii* (*17, 18* — +); *Arctous erythrocarpa* (*18* — +); *Carex misandra* (*18* — +); *Juncus triglumis* (*18* — +); *Primula egaliksensis* (*18* — r); *Salix arctica* (*18* — r; *20* — 1); *Myosotis asiatica* (*22, 26, 28* — r; *35* — +); *Parrya nudicaulis* (*26* — +); *Ranunculus turneri* (26 — 2); *Senecio resedifolius* (*26* — +); *Calamagrostis purpurea* (*31* — r; *32* — 1); *Luzula wahlenbergii* (*31* — r; *40* — +); *Rhodiola atropurpurea* (*31, 38* — +; *32, 40* — r); *Luzula tundricola* (*34* — +; *35* — r); *Pyrola minor* (*37* — r; *40* — +); *Senecio subfrigidus* (*37* — +). **Мхи** — *Drepanocladus exannulatus*, *Helodium blandowii*, *Mniobryum wahlenbergii* (*1* — +); *Calliergon richardsonii* (*2, 13* — +); *Campylium stygium* (*3, 13* — +); *Meesia triquetra* (*3* — +); *Cinclidium latifolium* (*5* — +); *Timmia* sp. (*5, 26* — +); *Mnium stellare* (*6, 27* — +); *Calliergon* sp. (*10* — +); *Catoscopium nigritum* (*10* — +); *Oncophorus virens* (*12, 14* — +); *Amblyodon dealbatus*, *Tortella* sp. (*12* — +); *Dicranum bonjeanii*, *Drepanocladus badius* (*13* — +); *Dicranum majus* (*13, 39* — +); *Ceratodon purpureus* (*14* — +); *Mnium* sp. (*14* — +; *20* — *1*); *Scorpodium turgescens* (*16* — +);

	Petasito frigidi—Salicetum lanatae *(C)*										Rubo chamaemori—Salicetum pulchrae *(D)*										Постоянство			
	Typicum										Typicum													
	typicum										typicum					Vaccinium subsp. uliginosum								
	21/66	*22*/47	*23*/1	*24**/26	*25*/2	*26*/30	*27*/29	*28*/68	*29*/33	*30*/38	*31*/24	*32*/25	*33**/39	*34*/52	*35*/3	*36*/109	*37**/108	*38*/35	*39*/46	*40*/11	*A*	*B*	*C*	*D*
	2		3				2			2														
										2			3			3	2			3				
													+				+			+				
	+																		1					
		1		+		1	1	1								+								
	2			2		2																		
			2		2					+														
	+		+	+				+	+															
	+			+						+										+				
	+			+						+														
							+																	
	+			+																				
		+				+		+																
		+				+	+																	
				+																				
										+														

Philonotis sp. (*17*, *26* — +); *Mnium ambiguum* (*21* — +); *Tortella fragilis* (*22* — +); *Platydictya jungermannioides* (*25* — +); *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Mnium orthorrhynchum*, *Pohlia* sp. (*26* — +); *Timmia comata* (*27* — +); *Hygrohypnum duriusculum* (*29* — +); *Dicranum* sp. (37 — +); *Calliergon stramineum* (39 — +).

Арабские цифры, «+» и «r» — обилие и покрытие видов в системе оценок, используемых школой Цюрих-Монпелье. Римские цифры — константность видов (для мхов константность не подсчитывалась из-за отсутствия полных данных по всем описаниям). Пункты описаний: *1—4*, *9—15*, *40* — бухта Пенкигней; *5—7*, *26*, *27* — р. Чегитунь; *8*, *16*, *18—21*, *23—25*, *29—34*, *38*, *39* — пос. Янракыннот; *17* — мыс Краузе; *22*, *28* — р. Путукунейвеем; 35 — пос. Лаврентия; *36*, *37* — р. Гетлянен. Звездочкой обозначен номенклатурный тип синтаксона.

по склону по мере увеличения увлажнения при относительном господстве хвоща и ивы сетчатой обилие осок увеличивается. Такие сообщества наиболее характерны для центральных частей ложбин стока. В нижних частях ложбин стока при усилении заболачиваемости начинают доминировать осоки, наряду с *Carex membranacea* встречается и *C. stans*, кустарнички чаще снижают свое обилие, нередко падает и обилие хвоща, т.е. можно проследить постепенный переход к сообществам, относящимся уже к предыдущей ассоциации. Кроме основных доминантов, в нижнем ярусе сообществ достаточно константны и изредка обильны некоторые виды разнотравья: *Anemone richardsonii*, *Petasites frigidus*, *Polygonum*

viviparum, Rubus chamaemorus, Rumex arcticus. Для ложбин стока за счет обогащения почвенных растворов основаниями очень характерно присутствие (хотя и редко в большом обилии) растений сырых евтрофных тундр: *Anemone parviflora, Gastrolychnis apetala, Lagotis minor, Pedicularis sudetica* subsp. *interioroides, Saxifraga hieracifolia* subsp. *longifolia, S. hirculus, Senecio frigidus, Thalictrum alpinum* и др.

В ассоциации в зависимости от подстилающих горных пород выделяется два варианта, различающихся по флористическому составу. Первый вариант (var. typicum) выделяется на выходах умеренно-кислых горных пород или пород смешанного состава, где в нижних ярусах сообществ наряду с *Salix reticulata* содоминирует вид *S. chamissonis,* полностью отсутствующий в ложбинах стока на склонах сопок, сложенных карбонатными породами. Второй вариант (var. Dryas integrifolia) выделяется на выходах карбонатных пород, где среди кустарничков присутствует, а нередко и содоминирует *Dryas integrifolia.* Очень обычен гемикальцефильный вид *Cardamine digitata,* характерный для карбонатных ландшафтов (Разживин, 1986). В целом здесь выше и разнообразнее присутствие растений сырых евтрофных тундр.

В моховом покрове сообществ данной ассоциации доминируют в основном *Tomenthypnum nitens* и *Drepanocladus uncinatus.* В var. Dryas integrifolia резко повышается роль первого вида, а *Drepanocladus uncinatus* сменяется видом *D. intermedius.* Встречаются здесь и другие кальцефильные виды: *Cyrtomnium hymenophyllum, Orthothecium chryseum, Philonotis tomentella.* В сообществах var. typicum на микроповышениях обычны также *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Aulacomnium palustre.* В сырых мочажинах, где проходит сток, обильны влаголюбивые виды: *Campylium stellatum, C. polygamum, Mnium rugicum, M. pseudopunctatum, Calliergon giganteum, C. sarmentosum, Cinclidium arcticum, Drepanocladus revolvens.*

В работе американского исследователя D. Cooper (1986) для хр. Брукса на Аляске приводится ассоциация Equiseto arvensis—Salicetum lanatae. Часть входящих в нее сообществ по флористическому составу достаточно близка к сообществам, относимым нами к ассоциации Carici membranaceae—Salicetum lanatae. Однако сообщества, входящие в ассоциацию Equiseto arvensis—Salicetum lanatae, явно различаются по ряду дифференцирующих видов и прежде всего по отсутствию в некоторых сообществах *Carex membranacea* и группы влаголюбивых видов мхов. На наш взгляд, ассоциация, выделенная американским исследователем, при наличии общих доминантов объединяет две группы сообществ, различающихся по флористическому составу. Поэтому мы воздерживаемся от включения наших сообществ в ассоциацию Equiseto arvensis—Salicetum lanatae, несмотря на значительное сходство флористического состава.

Ассоциация Petasito frigidi-Salicetum lanatae ass. nov.
(см. таблицу, *C*)

Для этой ассоциации, как и для двух предыдущих, характерно присутствие видов диагностических групп *Petasites frigidus* и *Saxifraga hirculus,* но только виды первой группы играют заметную роль в сообществах. Виды диагностических групп *Solidago compacta* и *Carex stans* встречаются здесь с низкой константностью (Секретарева, 1989). По своему положению данная ассоциация является переходным звеном от ивняков умеренно увлажненных к ивнякам переувлажненных типов местообитаний.

Сообщества ассоциации приурочены к берегам небольших водотоков и ручьев как на склонах сопок, так и в долинах рек.

Верхний ярус в среднем 1.2—1.5 м выс., сложен *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, который чаще всего образует средне- и высокосомкнутые сообщества (65—95 %).

В нижнем травяном ярусе при обильном увлажнении и достаточном дренаже доминирует влаголюбивое разнотравье: *Petasites frigidus, Anemone richardsonii, Polemonium acutiflorum, Valeriana capitata,* реже *Cardamine pratensis, Dodecatheon frigidum, Rubus chamaemorus.* Господствует же в нижнем ярусе *Equisetum arvense* subsp. *boreale,* образующий ярко-зеленый аспект, благодаря чему сообщества выделяются издалека. Однако этот вид нередко содоминирует и в сообществах других ассоциаций; можно предположить, что его присутствие индицирует хорошо увлажненные, но достаточно дренированные местообитания. Кустарнички в целом не характерны для сообществ данной ассоциации, изредка здесь встречаются *Salix reticulata, S. polaris, S. chamissonis.* В целом сообщества характеризуются меньшей видовой насыщенностью по сравнению с сообществами предыдущих ассоциаций. С одной стороны, в них отсутствуют многие растения сырых евтрофных тундр, с другой — из-за значительного увлажнения выпадают растения умеренно увлажненных местообитаний. Чаще всего в травяном ярусе сообществ доминирует всего 3—5 видов.

В сплошном моховом покрове помимо доминирующих и в других ассоциациях *Tomenthypnum nitens, Drepanocladus uncinatus, D. intermedius* обильно встречаются *Hypnum lindbergii* и виды родов *Brachythecium (B. salebrosum, B. latifolium), Bryum (B. pseudotriquetrum), Campylium (C. stellatum, C. polygamum).* Очень обычны здесь и другие влаголюбивые виды: *Cyrtomnium hymenophyllum, Philonotis fontana, Thuidium recognitum,* виды рода *Mnium (M. curvatulum, M. rugicum, M. stellare, M. ambiguum, M. orthorrynchum).*

Cooper (1986) выделяет вдоль ручьев и в поймах рек сообщества Petasites frigidus—Salicetum alaxensis, по флористическому составу близкие к нашей ассоциации.

Ассоциация Rubo chamaemori—Salicetum pulchrae ass. nov. (см. таблицу, *D*)

Для данной ассоциации значительную роль играют виды диагностических групп *Petasites frigidus* и *Empetrum subholarcticum,* характерно присутствие видов диагностической группы *Solidago compacta* (Секретарева, 1989).

Отличаются сообщества этой ассоциации от предыдущих прежде всего присутствием группы видов, предпочитающих олиготрофные кислые почвы, в основном это гипоарктические кустарнички и травы: *Empetrum subholarcticum, Ledum decumbens, Polygonum tripterocarpum, Pyrola incarnata, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, V. vitis-idaea* subsp. *minus* и др.

Сообщества ассоциации обычно приурочены к выходам кислых горных пород (чаще гранитов) и встречаются по ложбинам стока, на шлейфах сопок и межгорных седловинах.

Верхний ярус 0.5—0.8 м выс., сложен видом *Salix pulchra,* образующим малосомкнутые (45—55 %), реже более сомкнутые сообщества (65—80 %) и господствующим на выходах кислых горных пород в районе исследования.

В нижнем травяно-кустарничковом ярусе преобладает влаголюбивое разнотравье: *Petasites frigidus, Rubus chamaemorus;* в значительном обилии произрастают растения умеренно увлажненных мезотрофных тундр и луговин: *Equisetum arvense* subsp. *boreale, Poa arctica, Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi, Pedicularis capitata, Saxifraga nelsoniana* и др. Из кустарничков чаще всего доминируют *Salix chamissonis* и *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum.*

В зависимости от степени участия кустарничков в нижнем ярусе (их доминирования или незначительного присутствия) мы выделяем два варианта сообществ — var. typicum и var. Vaccinium subsp. uliginosum. Отчасти варьирование

обилия кустарничков в сообществах связано с разной степенью дренированности местообитаний.

В сплошном моховом покрове для этой ассоциации в отличие от предыдущих характерно господство на микроповышениях сфагновых мхов *Sphagnum squarrosum, S. teres, S. warnstorfii.* Вместе с ними содоминируют *Aulacomnium palustre, Tomenthypnum nitens,* менее обильны *Drepanocladus uncinatus, Hylocomium splendens* var. *alaskanum.* В сырых мочажинах между микроповышениями встречаются *Calliergon sarmentosum, Paludella squarrosa.* На более сухих участках попадаются виды, предпочитающие бедные субстраты: *Dicranum* sp. sp., *Pleurozium schreberi, Polytrichum fragile.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1980. Т. 8. 334 с.; 1984. Т. 9. Ч. I. 334 с.; 1986. Т. 9. Ч. II. 190 с.; 1987. Т. 10. 412 с. — *Макарова И.И., Катенин А.Е.* Эколого-ценотическая характеристика лишайников нижнего течения реки Амгуэмы // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 10. С. 1443—1451. — *Определитель* листостебельных мхов Арктики СССР / Под ред. Л.И. Савич-Любицкой. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 716 с. — *Разживин В.Ю.* Влияние реакции почвы на распределение растений в нивальных сообществах на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1088—1097. — *Секретарева Н.А.* Выделение ассоциаций кустарниковых ив по флористическим критериям (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 498—508. — *Секретарева Н.А.* Характеристика ассоциаций кустарниковых ив лугового типа (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 388—396. — *Секретарева Н.А.* Характеристика ассоциаций кустарниковых ив луговинно-тундрового типа (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 728—739. — *Юрцев Б.А., Петровский В.В., Коробков А.А.* и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979а. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; 1979б. Т. 84. Вып. 6. С. 74—83. — *Cooper D.J.* Arctic-alpine tundra vegetation of the Arrigetch Creek Valley, Alaska // Phytocoenologia. 1986. Vol. 14. N 4. P. 467—555.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 2 IV 1992

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005:576.16:582.998(479.25)

Э. Ц. Габриэлян, А. Л. Тахтаджян

НОВЫЙ ВИД *CENTAUREA CRONQUISTII* (*ASTERACEAE*) ИЗ АРМЕНИИ

E. C. GABRIELIAN, A. L. TAKHTAJAN. A NEW SPECIES OF *CENTAUREA CRONQUISTII* (*ASTERACEAE*) FROM ARMENIA

Описан новый для науки вид *Centaurea cronquistii* из секции *Psephellus*, который от близкого *C. pambakensis* отличается опушением, просто перистыми (а не дважды перистыми) прикорневыми листьями, узкозаостренными (а не обратнояйцевидными или широкоэллиптическими) сегментами листьев, более крупными корзинками и придатками, формой и окраской последних, а также формой рыльца. Новый вид является эндемиком Армении.

При изучении псефеллюсов Армении был пересмотрен обширный гербарный материал из BM, ERE, G, K, LE, TBI, TGM, собранный с Кавказа, из Турецкой Армении, а также северного и западного Ирана различными коллекторами. Значительный материал был также собран нами на территории Армении, в Нагорном Карабахе и в окр. Минеральных Вод. При этом прямо в природе исследовалась амплитуда варьирования различных морфологических признаков. В результате выявлен ряд новых таксонов, один из которых описывается в память о безвременно ушедшем из жизни замечательном ботанике и нашем верном друге — Артуре Кронквисте, неоднократно посещавшем Армению.

Centaurea cronquistii **Takht. et Gabr. sp. nov.** — Planta perennis rhizomatosa, radicibus funiformibus. Caules 15—17 cm alti, erecti vel ascendentes, a medio ramosi, ramulis (4)6—12 capitulis varie maturescentibus terminatis, costati floccosi vel araneosi. Folia radicalia et caulina 16—33 cm logna, 4—6 cm lata, simpliciter pinnata vel bipinnato-lobata, lobis acute lanceolatis decurrentibus, petiolis tenuibus, superiora 2—5 cm longa lobata, supra viridia, per totam superificiem et margine praecipue ob setulas sat rigidas rectas vel uncurvatas asperrima, glandulis inter setulas dispersis sessilibus auries nitidis punctatis obsita, subtus albo-vel griseo-sericeo-lanata. Capitula terminalia solitaria, unacum floribus marginalibus 3.5— 5 cm in diam., follis subfloralibus 1—2 vel nullis. Involucri 1.5 cm longi, 1.5—2.5 (3) cm lati phylla coriacea asperula ovato-triangularia, pallida vel viridula; appendices inferiores et mediae 5 mm longae, 4—5 mm latae, paleaceae plerumque brunneae, rarius pallidae orbiculares, late ovatae vel late ellipticae, apice obtusae, ciliatae, ciliis brevibus, parte centrali duplo brevioribus; superiores 4 mm longae, 3—4 mm latae, orbiculares vel late ellipticae, breviter denticulatae, semper pallidae. Flores rosei marginales neutre, subamplificata, anguste 6—7 lobi, 25—26 mm longi, staminodiis tubo corollae insertis; centrales hermaphroditi; 17—19 mm longi. Tubus stamineus ca 6 mm longus, supraconnectiva 2.5 mm longa, pallida, angusta, apice angustata, obtusiuscula, inaequilonga; antherarum appendices inaequaliter tri-quadrifida; filamenta ca 2 mm longa, plana, densissime magnipapillosa. Stigma 4.5—5 mm longum, purpureum, breviter velutino-pilosum, pilis collectoribus collarium distinctum formantibus, apice obtusiusculum, linguliforme, breviter bilobum. Achenium

ca 5 mm longum, 2—2.5 mm latum, oblongum, basi subangustatum, pallidum, sparse pilosum, areola elaeosomate angusto prominente. Pappus setulis, citissime deciduis. Discus nectarifer parvus, subindistincte denticulatus.

Typus: Armenia, distr. Arthik, in viciniis Arthik, angustiae Arthiki-dzor, in fruticetis inter saxa 2000 m. s. m. 16 VI 1989, E. Gabrielian (holo — ERE 117665, iso — LE 117666).

Paratypi: Leninakan, Arthik, 13 VIII 1933, S. Tamamshian (ERE 12227); Arthik, angustiae, 2 VIII 1934, A. Taktadzian (ERE 30234—30235); Arthik, steppa montana, 3 VIII 1934, A. Taktadzhian (ERE 16755); distr. Arthik, pag. Arthik, ad declivia boreali-occidentalia massivi montis Aragatz, angustiae Čatal-dzor, zona subalpina, inter fruticeta, 10 VIII 1945, A. Achverdov (ERE 117657—117663); distr. Arthik, in viciniis pagi Arthik, ad declivia australia, 22 VII 1960, Sh. Aslanian, R. Karapetian (ERE 117664).

Affinitas: A *C. pambakensi*, cui±affinis est, caule inferne dense albo-sericeo-lanata, superne vero floccoso nec vix piloso vel glaberrimo, follis in lobos lanceolatus anguste acutatos divisis (nec obovatis vel late ellipticis), capitulis majoribus, appendicum magnitudine, forma et coloratione, necnon stigmatis forma differt.

Многолетнее корневищное растение с тонкими шнуровидными корнями, у самого основания волокнистое, выше — густо бело-шелковисто-шерстистое. Стебли 15—17 см выс., приподнимающиеся или прямостоячие, с середины разветвленные на (4)6—12 веточек, заканчивающихся головками на разной стадии зрелости, ребристые, клочковато или паутинисто опушенные. Листья прикорневые и стеблевые, 16—33 см дл., 4—6 см шир., просто перистые или дважды перистолопастные с остроланцетными низбегающими нерегулярными лопастями на тонких черешках; верхние 2—5 см дл., лопастные, сверху зеленые, по всей поверхности, и особенно по краю, сильно шероховатые от довольно грубых изогнутых или прямых щетинок, между которыми рассеяны сидячие блестящие золотистые точечные железки, снизу бело- или серо-шелковисто-шерстистые. Головки верхушечные одиночные, вместе с краевыми цветками, 3—5 см в диам., с 1—2 подсоцветными листьями или без них. Обертки 1.5 см дл., 1.5—2.5 (3) см шир., листочки обертки кожистые, слегка шероховатые, яйцевидно-треугольные, светлые или зеленоватые; придатки нижние и средние 5 мм дл., 4—5 мм шир., пленчатые, обычно коричневые, реже светлые, округлые, широкояйцевидные или широкоэллиптические, наверху тупые; реснички короткие, достигают половины центральной части придатка; верхние 4 мм дл., 3—4 мм шир., округлые или широкоэллиптические, коротко мелкозубчатые, всегда светлые. Цветки розовые; краевые (лучевые) бесполые, слабо увеличенные, 6—7-узколопастные, 25—26 мм дл., со стаминодиями, скрытыми в трубке венчика; срединные (дисковые) обоеполые, 17—19 мм дл. Тычиночная трубка около 6 мм дл.; надсвязники 2.5 мм дл., светлые, узкие, на верхушке суженные, туповатые, неравные; придатки пыльников неравно 3—4-надрезанные; тычиночные нити около 2 мм дл., плоские, очень густо крупнососочковые. Рыльце 4.5—5 мм дл., коротко бархатисто-волосистое, с заметным воротничком пыльцевыметающих волосков, на верхушке туповатое, язычковидное, коротко 2-лопастное. Семянка около 5 мм дл., 2—2.5 мм шир., продолговатая, к основанию слегка суженная, плоская, светлая, редко волосистая; площадка прикрепления с узкой выступающей элайосомой. Паппус с короткими, очень рано опадающими щетинками. Нектарный диск маленький, с едва заметными зубчиками.

Тип: Армения, Артикский р-н, окр. г. Артик, ущелье Артики-дзор, в кустарниковых зарослях среди скал, 2000 м над ур. м., 16 VI 1989, E. Gabrielian (holo — ERE 117665, iso — LE 117666).

Паратипы: Leninakan, Arthik, 13 VIII 1933, С. Тамамшян (ERE 12227); Артик, ущелье, 2 VIII 1934, А. Тахтаджян (ERE 30234—30235); Артик, горная степь, 3 VIII 1934, А. Тахтаджян (ERE 16755); Артикский р-н, с. Артик, северо-западные склоны массива горы Арагац, ущелье Чатал-дзор, субальпийская

зона, среди кустарников, 10 VIII 1945, А. Ахвердов (ERE 117657—117663); Артикский р-н, окр. с. Артик, южные склоны, 22 VII 1960, Ш. Асланян, Р. Карапетян (ERE 117664).

Родство. От близкого вида *C. pambakensis* отличается густым бело-шелковисто-шерстистым опушением нижней части растений, выше — клочковатым (а не едва волосистым или совершенно голым), ланцетными узкозаостренными долями перистых листьев (а не обратнояйцевидными или широкоэллиптическими), более крупными корзинками и придатками, формой и окраской последних, а также формой рыльца.

Институт ботаники АН Армении
Ереван
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 5 V 1992

УДК 582.675.1

И. М. Васильева

НОВЫЙ ВИД ИЗ РОДА *AQUILEGIA* (*RANUNCULACEAE*) ИЗ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

I. M. VASILYEVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *AQUILEGIA* (*RANUNCULACEAE*) FROM THE EASTERN SIBERIA

Описан новый вид *Aquilegia tuvinica* (вместо опубликованного в 1977 г. Г.А. Пешковой *A. buriatica* с неправильно приведенным типом и неточным описанием).

В 1977 г. Г.А. Пешкова описала новый вид водосбора из Бурятии — *Aquilegia buriatica.* Однако в качестве типа ею ошибочно был приведен экземпляр *A. viridiflora,* собранный Н.С. Турчаниновым в 1829 г. у р. Чикой близ с. Усть-Урлук. Данный экземпляр имеет габитус типичного вида *A. viridiflora* с довольно крупными и слабо опушенными с нижней стороны листьями. Если исходить из протолога, то *A. buriatica* «отличается от *A. viridiflora* лишь опушенными с обеих сторон (а не только с нижней) листьями» (Пешкова, 1977 : 236). Однако наши наблюдения, проведенные в природе, позволяют сделать вывод, что наличие опушения у *A. buriatica* — признак непостоянный. Рядом с растениями с сильно опушенными с обеих сторон листьями встречаются экземпляры с совершенно голыми листьями, покрытыми восковым налетом. Признак опушения здесь является, по нашему мнению, скорее, экологическим, чем таксономическим. Гораздо большее значение имеют морфологические признаки строения частей цветка и плода, а также их размеры.

Aquilegia tuvinica I. M. Vassil. sp. nov.

Planta perennis. Radix primaria robusta, subdecidens, caudicis, ramis longis. Caules 10—30 cm alti, simplices vel parce ramosi glanduloso-pilosi. Folia radicalia pauca, bi-triternata, petiolis pilosis brevibus 5—10 cm longis, foliolis late obovatis, breviter petiolulatis, bi-trilobata, apice obtuse rotundato-dentata, utrinque plus minusve dense pilosa, interdum glabra, tunc pruinosa, solidiuscula, 1—1.5 cm longa, 1.5—1.8 cm lata, floralia uni-biloba, 0.8—1 cm longa, 1—1.2 cm lata. Inflorescentia 1—3 flora; flores nutantes, post anthesin ascendentes, 2—4 cm in diam., viridulo-flavi. Sepala elliptica-ovata, obtusata, dense pilosa, 8—12 mm longa, 3—7 mm lata; petala limbo flavido apice horizontaliter truncato vel subrotundato, sepalis 1.5—2 plo longiore, 14—16 mm longo, 10—12 mm lato, calcaribus rectis longis tenuibus limbo

aequilongis, 18—20 mm longis, basi 1.5—2 mm latis; stamina petalis aequilonga vel eis sublongiora, antherae intense flavae, staminodia laevia vel subundulata, 4—5 mm longa, 1.5—2 mm lata; folliculi 5, 10—14 mm longi, maturitate divergentes, in rostrum 15—17 mm longum. maturitate incurvatum abeuntes. Semina nigra, opaca, spermodermate tuberculato, 2.3—2.4 mm longa, 1.2—1.3 mm lata.

Typus: RSSA Tuva, jugum Tannu-Ola, vallis fl. Naryn, in viciniis Sumona-Naryn, 50 °15' lat. bor., 95 °50' long. orient. 1 VI 1946, K.A. Sobolevskaja, A.Sergeeva (LE).

Habitatio. Ad declivia lapidosa sicca et saxa calcarea regionis montanae Altaico-Sajanensis (ad 1200 m.s.m.), necnon in steppis et solis lapidoso-schistosis Buriatiae.

Distributio. Tuva, Buriatia, Mongolia.

Affinitas. Species *A. viridiflorae* proxima, a qua foliis saepissime utrinque pilosis, floribus majoribus, calcaribus tenuioribus, folliculis rostro eis ipsis longiore (nec aequilongo) et seminibus majoribus differt.

Многолетник. Главный корень мощный, слабо сбежистый, ветви каудекса длинные. Стебли 10—30 см выс., простые или слабо ветвистые, железисто-опушенные. Прикорневые листья немногочисленные, дважды-трижды-тройчатые, на коротких опушенных черешках, 5—10 см дл.; листочки широкообратнояйцевидные, на коротких черешочках, 2—3-лопастные, на верхушке округло-зубчатые, с обеих сторон более или менее густо опушенные, если голые, то с сизоватым налетом, плотноватые, 1—1.5 см дл., 1.5—1.8 см шир.; прицветные листья 1—2-лопастные, 0.8—1 см дл., 1—1.2 см шир. Соцветие 1—3-цветковое; цветки поникающие, при отцветании приподнимающиеся, 2—4 см в диам., зеленовато-желтые; чашелистики эллиптически-яйцевидные, притупленные, густо опушенные, 8—12 см дл., 3—7 мм шир.; отгиб лепестков желтоватый, прямо срезанный или немного закругленный на верхушке, в 1.5—2 раза длиннее чашелистиков, 14—16 мм дл., 10—12 мм шир., шпорцы прямые, длинные, тонкие, равные отгибу лепестков, 18—20 мм дл., 1.5—2 мм шир. в основании; тычинки равны по длине лепесткам или немного выступают из околоцветника; пыльники ярко-желтые; стаминодии гладкие или слабо волнистые, 4—5 мм дл., 1.5—2 мм шир.; листовки (в числе 5) 10—14 мм дл., при созревании расходящиеся, с длинными носиками, 15—17 мм дл., изогнутыми при созревании. Семена черные, матовые, с бугорчатой поверхностью семенной кожуры, 2.3—2.4 мм дл., 1.2—1.3 мм шир.

Тип: «Тувинская АССР, хр. Танну-Ола, долина р. Нарын, окр. Сумона-Нарын, 50°15′ с.ш., 95°50′ в.д., 1 VI 1946, К.А. Соболевская, А. Сергеева» (LE).

По сухим каменистым склонам и известняковым скалам Алтае-Саянской горной страны (до 1200 м над ур. м.), а также в степях на каменисто-щебнистых почвах в Бурятии.

Распространение. Тува, Бурятия, Монголия.

Вид очень близок к *A. viridiflora*, отличается от него чаще всего лишь опушенными с обеих сторон листьями, более крупными цветками с более тонкими шпорцами, носиками листовок длиннее самих листовок (у *A. viridiflora* носики по длине равны листовкам) и более крупными семенами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Пешкова Г.А. Заметки по флоре Средней Сибири // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1977. Т. 14. С. 235—240.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 XI 1991

УДК 582.949.1 © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 9

А. Л. Буданцев

СИСТЕМА И КОНСПЕКТ РОДА *LOPHANTHUS* (*LAMIACEAE*)

A. L. BUDANTSEV. THE SYSTEM AND SYNOPSIS OF THE GENUS *LOPHANTHUS* (*LAMIACEAE*)

Приведены результаты таксономической ревизии рода *Lophanthus*, который включает в себя 20 видов, составляющих 2 секции. Представлены ключ для определения и аннотированный список видов рода.

Род *Lophanthus* Adans. — лофант входит в состав трибы *Nepeteae* Benth. типового подсемейства губоцветных. В настоящее время существуют две точки зрения относительно границ этого рода. Согласно J. Briquet (1897), который в свою очередь опирался на представления G. Bentham (1832—1836, 1848) и E. Boissier (1879), род *Lophanthus* отличается от остальных родов трибы направлением тычиночных нитей относительно венчика (задние тычинки восходящие, а передние — прямостоячие). К этому роду Briquet отнес вид *L. chinensis* Benth., составляющий монотипную секцию *Resupinaria* Benth. системы рода, предложенной Bentham (1832—1836) (виды другой секции — *Chaistandra* Benth. были выделены Briquet в самостоятельный род *Agastache* Clayton.), и вид *L. tomentosus* Regel (=*L. subnivalis* Regel). Несмотря на то что в названии секции *Resupinaria* подчеркивается «перевернутость» венчика, этот признак Briquet не использовал в диагнозе рода. Точки зрения Briquet впоследствии придерживались I. Hedge (Hedge, Lamond, 1968; Hedge, 1990) и K. Rechinger (1982), которые подчеркивали близость родов *Lophanthus* и *Nepeta* L., а также отмечали характерные для лофанта длинные выставляющиеся тычинки со слабо расходящимися гнездами пыльников.

В более широком смысле *Lophanthus* понимал Э.Г. Левин (1941, 1954), в монографии которого (Левин, 1941) приводятся диагностические признаки этого рода: кольцо волосков внутри трубки чашечки; скрученность трубки венчика, вследствие чего верхняя и нижняя губы повернуты на 180 °; почти параллельные или слабо расходящиеся гнезда пыльников. Помимо видов, указанных Briquet, и описанных позднее казахстанско-среднеазиатских лофантов (*L. schtschurowskianus* (Regel) Lipsky, *L. tschimganicus* Lipsky, *L. schrenkii* Levin, *L. krylovii* Lipsky, *L. elegans* (Lipsky) Levin и *L. lipskyanus* Ik.-Gal. et Nevski) к этому роду были отнесены некоторые виды *Nepeta*. Так, признаки, характерные для *Lophanthus*, были обнаружены у афганского вида *N. pinetorum* Aitch. et Hemsl., входившего в состав подсекции *Longiflorae* Boiss. системы Boissier (1879), а также у видов секции *Psilonepeta* Benth., распространенных главным образом на западе и в центре Ирана. Таким образом, объем рода *Lophanthus* был увеличен Левиным до 17 видов.

На основании изучения многих видов лофанта в природных условиях, а также многочисленных гербарных коллекций мы пришли к заключению о правомерности точки зрения Левина в отношении разграничения *Lophanthus* и *Nepeta*.

К сожалению, достаточно обоснованно оценив в целом объем и границы *Lophanthus*, Левин отказался от установления надвидовых таксонов внутри этого рода. По его мнению, все виды лофанта «представляют приблизительно эквивалентные единицы» (Левин, 1941: 299) и, возможно, составляют один ряд. Прямыми предками *Lophanthus* Левин считал виды рода *Nepeta* подсекции *Longiflorae* (впоследствии преобразованной в секцию *Schizocalyx* Pojark.; Пояркова 1954), а исходными видами *Lophanthus* — *L. scabridifolius* (Stapf) Levin и *L. laxiflorus* (Benth.) Levin. Возникнув в горах Иранского нагорья, род в дальнейшем расселялся главным образом в восточном и северо-восточном направлениях; при этом у

него нарастали мезоморфные признаки, которые, по мнению Левина, наиболее ярко выражены у *L. schtschurowskianus* и *L. lipskyanus.*

По нашему мнению, морфологически виды лофанта составляют 2 комплекса, которым мы придаем ранг секций. Представители типовой секции имеют колокольчатую или обратноконическую чашечку с треугольными или треугольно-ланцетными зубцами, венчик с относительно короткой, в верхней части довольно резко расширенной трубкой и сильно расходящимися губами. Большинство видов этой секции сосредоточено в Восточном Казахстане и в горной Средней Азии с прилегающими к ней районами Афганистана. За пределами этой территории встречаются *L. chinensis, L. krylovii* (юг Западной Сибири, Монголия, Китай) и *L. tibeticus* C.Y.Wu et Y.C. Huang (Южный Тибет). *L. dschuparensis* (Bornm.) Levin, *L. allotrius* (Rech. f.) A. Budantz. и *L. sessilifolius* (Bunge) Levin распространены в Иране. Виды секции *Psilonepeta* (Benth.) A. Budantz. отличаются трубчатой чашечкой с ланцетными или треугольно-ланцетными зубцами, венчиком с длинной (в 2—2.5 раза длиннее чашечки) трубкой, в отгибе слабо расширенной, и с короткими губами (в результате чего «перевернутость» венчика не так ясно выражена, как у видов секции *Lophanthus*). Кроме того, у видов секции *Psilonepeta* тычинки короче венчика, в то время как у большинства видов типовой секции все тычинки или только 2 задние далеко выставляются из венчика. Исключение составляет западно-тяньшанский вид *L. tschimganicus,* который, возможно, имеет гибридное происхождение с участием представителей секции *Psilonepeta.* Ареал секции *Psilonepeta* ограничен западными и центральными районами Ирана (где распространены *L. depauperatus* (Boiss.) Levin и *L. laxiflorus*), востоком Афганистана (*L. pinetorum*), Памиро-Алаем (*L. elegans, L. varzobicus* Koczk.).

Развитие рода *Lophanthus*, по-видимому, действительно находилось в тесной связи с развитием рода *Nepeta,* мощные видообразовательные процессы которого проходили на востоке Древнего Средиземья. В то же время связь этих родов, вероятно, не настолько прямолинейна, как предполагал Левин. Скорее всего, их развитие шло параллельными путями на значительном отрезке времени. Так, например, степень дифференциации некоторых казахстанско-среднеазиатских видов *Lophanthus,* в целом близких к *L. chinensis* (*L. krylovii, L. schrenkii, L. ouroumitanensis* (Franch.) Koczk. et Zucker. и *L. schtschurowskianus*), аналогична уровню морфологической обособленности видов рода *Nepeta,* родственных *N. mariae* Regel из секции *Spicatae* Benth. (*N. densiflora* Kar. et Kir., *N. kokamirica* Regel, *N. transiliensis* Pojark.), распространенных на востоке Казахстана и в Тянь-Шане, а также среднеазиатских видов, близких к *N. bucharica* Lipsky из той же секции. Виды внутри этих групп родства, обитая в сходных географических и экологических условиях, очень близки друг к другу и связаны многочисленными переходами. Аналогично ареалу секции *Lophanthus*, который имеет иранский и среднеазиатские участки, область распространения секции *Spicatae* рода *Nepeta* при наибольшей видовой насыщенности в пригиндукушско-горносреднеазиатском регионе также имеет эксклавы на территории Иранского нагорья.

Некоторые виды лофанта морфологически сближаются с представителями рода *Nepeta* из разных секций. Рыхлое кистевидное соцветие, характерное для некоторых видов рода *Nepeta* секции *Schizocalyx*, встречается также у *L. laxiflorus, L. hedgei* (Freitag) A. Budantz., *L. depauperata, L. michauxii* (Briq.) Levin. У *L. elegans* формы верхней и нижней губ венчика аналогичны таковым у *N. glutinosa* Benth. из секции *Glechomanthe* Pojark.

Учитывая общую тенденцию развития большинства родов трибы *Nepeteae* в сторону ксерофилизации (с сохранением и параллельным развитием у некоторых родов мезофильной линии эволюции; примером могут служить виды секции *Calodracon* Benth. рода *Dracocephalum* L. и *Macronepeta* Benth. рода *Nepeta*), можно предполагать сохранение этого пути развития и у рода *Lophanthus.* В связи с этим ближе к исходным типам *Lophanthus,* по нашему мнению, стоят

виды, близкие к *L. chinensis,* хотя непосредственную связь между этими родами (что предполагал Левин) на современном материале установить трудно. Взаимодействие этих родов при их расселении усиливалось, по-видимому, и в результате гибридизационных процессов, в силу чего прослеживаются более тесные связи между отдельными группами *Lophanthus* sect. *Psilonepeta, Nepeta* sect. *Schizocalyx* и sect. *Glechomanthe.*

В трибе *Nepeteae* в непосредственной близости к роду *Lophanthus* (в особенности к видам секции *Psilonepeta*) находится, на наш взгляд, и род *Hymenocrater* Fisch. et Mey., который отличается от остальных родов этой трибы широкими, разрастающимися к началу плодоношения долями чашечки. В его состав входит 10—12 видов; их распространение — от Курдистана на западе до Западного Пакистана на востоке, а также Южное Закавказье, Копетдаг и юг Памиро-Алая. Аналогично *Lophanthus* виды рода *Hymenocrater* имеют волосистое кольцо внутри трубки чашечки (признак, отсутствующий у видов *Nepeta*), венчик с длинной и узкой трубкой, которая также довольно часто бывает скрученной. «Перевернутость» венчика, характерная для всех видов лофанта, внутри рода *Hymenocrater,* по-видимому, не является стойким признаком, поскольку у таких видов, как *H. bituminosus* Fisch. et Mey., *H. sessilifolius* Benth., *H. incanus* Bunge, встречаются растения и с обычной ориентацией губ. Примечательно, что наиболее обособленный *H. longiflorus* Benth. отличается от остальных видов рода широким в отгибе венчиком и далеко выставляющимися тычинками. Большинство видов *Hymenocrater* встречается на территории Иранского нагорья. В Гиндукуше распространены только *H. adenothrix* Rech. f., *H. sessilifolius* (который обитает также в Хорасанских горах, на Паропамизе, а на востоке доходит до Кветты) и *H. altimuranus* Rech. f. Причем, по мнению Rechinger (1982), *H. altimuranus,* отличающийся узкими, 1.5—3 мм шир., долями чашечки, возможно, представляет собой гибрид между *Lophanthus pinetorum* и *Hymenocrater sessilifolius.*

Далее приведен конспект рода *Lophanthus.*

Gen. *Lophanthus* Adans. 1763, Fam. Pl. 2 : 194, p.p., emend. Briq. 1896, in Engler und Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 234; Benth. 1829, Bot. Reg. 15 : sub N 1282, p.p.; id. 1834, Lab. Gen. Sp.: 462, p. min. p. quoad sect. *Resupinaria*; Левин, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР. сер. 1, 5 : 268. — *Vleckia* Rafin. 1837, Fl. Tell. 3 : 89, p.p. excl. typo. — *Nepeta* sect. *Psilonepeta* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 392; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 156, p. max. p. — *Nepeta* sect. *Eunepeta* § *Psilonepetae* (Benth.) Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 637, p.p. excl. *N. denudata;* Briq. 1896, l. c.: 237.

Тип: *L. chinensis* Benth. (=*Hyssopus lophanthus* L.)

Соцветия кистевидные или колосовидные, полузонтики расставленные. Чашечка трубчатая или колокольчатая; трубка прямая, в зеве прямая или скошенная, изнутри с кольцом волосков; зубцы от треугольных до линейно-ланцетных, острые или заостренные; венчик розоватый или сине-фиолетовый; трубка короче или длиннее чашечки, к отгибу постепенно либо более или менее резко расширенная, скрученная на 180 °; верхняя (здесь нижняя) губа прямая, на верхушке выемчатая или глубоко двураздельная, короче нижней; нижняя (здесь верхняя) губа 3-лопастная; центральная лопасть плоская или вогнутая, волнистая; боковые лопасти ланцетные, эллиптически-ланцетные, слегка отклоненные; фертильных тычинок 4, все или задние (здесь передние) длиннее венчика либо все короче венчика, прямостоячие; гнезда пыльников слабо расходящиеся или почти параллельные; диск лопастной, по краю с выемками между лопастями. Эремы морщинистые или плоско бугорчатые, рубчик дугообразный. Полукустарнички или многолетние травы с прямыми или восходящими побегами, листья цельные.

1. Чашечка трубчатая; зубцы ланцетные или линейно-ланцетные; трубка венчика более или менее изогнутая, в 2—2.5 раза длиннее чашечки, к отгибу постепенно расширенная; губы венчика слабо расходящиеся или почти параллельные, нижняя губа выемчатая . . . . 2.
+ Чашечка колокольчатая или обратноконическая; зубцы треугольные или треугольно-ланцетные; трубка венчика прямая, не более чем в 1.5 раза длиннее чашечки, к отгибу резко расширенная; губы венчика сильно расходящиеся, нижняя губа глубоко двураздельная . . . . 11.
2. Цветки собраны в рыхлые 3—6-цветковые полузонтики на цветоносах 2—4 см дл. . . . . 3.
+ Цветки собраны в многоцветковые плотные полумутовки или в полузонтики на цветоносах до 1.5 см дл.или соцветия яйцевидные . . . . 6.
3. Стебли около 80 см выс., листья 20—30 мм дл., 15—20 мм шир., венчик розовато-фиолетовый . . . . 12. *L. laxiflorus.*
+ Стебли и листья меньших размеров, венчик синий или сине-фиолетовый . . 4.
4. Листья узкотреугольные, пильчатые, венчик 12—14 мм дл. . . . 20. *L. hedgei.*
+ Листья от треугольно-яйцевидных до яйцевидно-эллиптических, городчатые или зубчато-городчатые, венчик 15—23 мм дл. . . . . 5.
5. Чашечка 11—15 мм дл., зубцы 4—5 мм дл., венчик 17—23 мм дл., листья яйцевидно-эллиптические, городчатые . . . . 13. *L. michauxii.*
+ Чашечка 6—7 мм дл., зубцы около 2 мм дл., венчик около 15 мм дл., листья треугольно-яйцевидные, зубчато-городчатые . . . . 14. *L. depauperata.*
6. Пластинки листьев неморщинистые, жилки снизу слабо выступающие . . 7.
+ Пластинки листьев морщинистые, с более или менее резко выступающими снизу жилками . . . . 9.
7. Стебли 15—20 см выс., слабо облиственные, все листья сидячие, по краю неравно зубчатые . . . . 16. *L. archibaldii.*
+ Совокупность признаков иная . . . . 8.
8. Листья 10—12 мм дл. и шир., на коротких, 1—3 мм дл., черешках, чашечка 7 мм дл., с зубцами 2—2.5 мм дл., венчик розовый, около 13 мм дл. . . . . 15. *L. adenocladus.*
+ Листья более крупные, 10—45 мм дл., на более длинных черешках, чашечка 9—11 мм дл., зубцы 4 мм дл., венчик голубой . . . . 21. *L. varzobicus.*
9. Стебли 5—7 см выс., сероватые, густо опушены длинными, членистыми простыми и короткими железистыми волосками . . . . . . 16. *L. iranshahrii.*
+ Стебли 20—70 см выс., зеленые, опушены короткими, нечленистыми простыми или железистыми волосками или почти голые . . . . 10.
10. Чашечка в зеве прямая, кольцо волосков расположено непосредственно под зубцами, прицветные листья в нижней части соцветия зубчатые, почти не отличаются от стеблевых; стебли более или менее равномерно облиственные . . . . 17. *L. elegans.*
+ Чашечка в зеве скошенная, кольцо волосков скрыто в трубке, прицветные листья в основании соцветий цельнокрайные, значительно мельче верхних стеблевых, стебли более густо облиственные в основании . . . . 18. *L. pinetorum.*
11. Растения 50—150 см выс., листья в основании клиновидные или усеченные; снизу помимо железистого опушения с редкими, короткими простыми волосками, сидящими на жилках . . . . 1. *L. chinensis.*
+ Растения до 50 см выс., листья в основании сердцевидные; снизу железистые и более или менее густо опушены простыми или ветвистыми волосками, расположенными по всей поверхности . . . . 12.
12. Все тычинки короче венчика . . . . *L. tschimganicus.*

\+ Все или 2 тычинки длиннее венчика . . . . 13.
13. Все 4 тычинки далеко выставляющиеся из венчика . . . . 14.
\+ Только 2 задние тычинки выставляющиеся, передние короче венчика . . 19.
14. Растения сероватые от густого опушения, состоящего из спутанных ветвистых волосков, листья мелкогородчатые . . . . 7. *L. subnivalis.*
\+ Растения зеленые, если сероватые, то волоски неветвистые, листья крупногородчатые, зубчато-городчатые или зубчатые . . . . 15.
15. Средние и верхние листья сидячие, зубцы чашечки 1—1.5 мм дл., в 5—6 раз короче трубки . . . . 10. *L. sessilifolius.*
\+ Средние и верхние листья на коротких черешках, зубцы чашечки 2 мм дл., в 3—4 раза короче трубки . . . . 16.
16. Чашечка 5—6 мм дл., листья зубчатые, острые, до 10 мм дл., 3—8 мм шир., снизу с сильно выступающими жилками . . . . 9. *L. dschuparensis.*
\+ Чашечка 8—10 мм дл., листья городчатые, на верхушке закругленные, 10—40 мм дл., 5—30 мм шир., снизу со слабо выступающими жилками . . . . 17.
17. Зубцы чашечки заостренные, треугольно-ланцетные или линейно-ланцетные, 1—1.5 мм шир., к концу цветения слегка отклоняющиеся . . . . 18.
\+ Зубцы чашечки острые, треугольные, ланцетные, прямые, около 2 мм шир. . . . . 4. *L. schtschurowskianus.*
18. Листья 20—40 мм дл., 10—30 мм шир., на черешках 5—20 мм дл., стебли в нижней и средней частях более или менее густо облиственные . . . . 5. *L. ouroumitanensis.*
\+ Листья 10—12 мм дл., 8—10 мм шир., на более коротких черешках, стебли в нижней и средней частях слабо облиственные . . . . 6. *L. allotrius.*
19. Чашечка 12—15 мм дл., трубка венчика короче чашечки, листья сидячие, выемчато-зубчатые . . . . 8. *L. tibeticus.*
\+ Чашечка 6—11 мм дл., трубка венчика длиннее чашечки, листья (хотя бы нижние) на черешках, зубчатые или городчато-зубчатые . . . . 20.
20. Чашечка 6—8 мм дл., сероватая от густых простых оттопыренных волосков, стебли и листья прижато опушенные . . . . 2. *L. krylovii.*
\+ Чашечка 8—11 мм дл., зеленая, опушенная преимущественно железистыми волосками, если сероватая, то стебли и листья оттопыренно опушенные . . . . 3. *L. schrenkii.*

Sect. 1. *Lophanthus.*

Чашечка обратноконическая или колокольчатая, зубцы треугольные или треугольно-ланцетные, трубка венчика прямая, короче или в 1.5 раза длиннее чашечки, в отгибе резко расширенная, губы венчика сильно расходящиеся, нижняя (морфологически верхняя) губа глубоко двураздельная.

1\. *L. chinensis* Benth. 1829, Bot. Reg. 15: sub N 1282; Левин, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 5 : 271; он же, 1954, Фл. СССР, 20 : 276; Huang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 262; Груб. 1982, Опред. раст. Монг.: 214. — *Hyssopus lophanthus* L. 1753, Sp. Pl.: 569. — *H. resupinatus* Moench, 1802, Meth. Suppl.: 134. — *Vleckia chinensis* (Benth.) Rafin. 1837, Fl. Tell. 3 : 89. — *Lophanthus obtusifolius* Heynh. 1840, Nom. Bot. Hort.: 477. — *Agastache lophanthus* (L.) O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2 : 511.

Описан из Сибири «Habitat in Sibiria» (LINN 725/3). На каменистых, степных и луговых склонах, обрывах, галечниках, до 2000 м над ур. м.

Распространение. Россия: Центральная Сибирь (от Восточных Саян до Даурии); Монголия (кроме крайних западных и южных районов); Китай (Синьцзян, Хэбэй).

2\. *L. krylovii* Lipsky, 1905, Acta Horti Petropol. 24, 2 : 122; Левин, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 5 : 274; он же, 1954, Фл. СССР, 20 : 277; Huang,

1977. Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 263; Груб. 1982, Опред. раст. Монг.: 214; Цукерв. 1987, Опред. раст. Ср. Азии, 9 : 41.

Тип: Алтай «ущелье р. Аргута между устьями р. Кулагаша и Иедыгема, скалы и каменистые склоны, 23 VII 1903, П. Крылов» (LE!, isotypus TK).

На сухих каменистых склонах и плато, скалах, россыпях, моренах, 2000—2500 м над ур. м.

Распространение. Россия (Алтай); Казахстан (сев.-вост.); Монголия (Монгольский Алтай); Китай (Синьцзян).

3. *L. schrenkii* Levin, 1937, Бот. мат. (Ленинград), 7, 10 : 218, Левин, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 5 : 276; Huang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 263; Цукерв. 1987, Опред. раст. Ср. Азии, 9 : 41.

Тип: Казахстан «Bektau-ata, 2 VI 1843, N 285, Schrenk» (LE!).

На каменистых сконах, скалах, лужайках, от предгорий до 2000 м над ур. м.

Распространение. Казахстан (Прибалхашье, Бетпакдала, Восточный Казахстан); Средняя Азия (Тянь-Шань).

Замещает *L. krylovii* в более южных районах.

4. *L. schtschurowskianus* (Regel) Lipsky, 1900, Acta Horti Petropol. 18, 1 : 93, p. p. excl. var. *kulabensis;* Левин, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 5 : 279; он же, 1954, Фл. СССР, 20 : 279; Цукерв. 1987, Опред. раст. Ср. Азии, 9 : 42.

Тип: Памиро-Алай «Кокандское ханство, перевал Кавук, 14 VII 1871, О. Федченко» (LE!).

На сухих каменистых склонах, среди кустарников, в арчевниках, по сухим руслам, 2100—3000 м над ур. м.

Распространение. Средняя Азия: Тянь-Шань (Ферганский хр.), Памиро-Алай.

5. *L. ouromitanensis* (Franch.) Koczk. et Zuker. 1986, Фл. ТаджССР, 8 : 99; Цукерв. 1987, Опред. раст. Ср. Азии, 9 : 42. — *Nepeta ouroumitanensis* Franch. 1884, Ann. Sci. Nat. (Paris), Sér 6, 18 : 230. — *Lophanthus schtschurowskianus* var. *kulabensis* Lipsky, 1901, Acta Horti Petropol. 18, 1 : 94. — *L. lipskyanus* Ik.-Gal. et Nevski, 1937, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 4 : 325; Левин, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 5 : 281; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 91; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 217.

Тип: Памиро-Алай, «Gorge de Tchoukalik, 2200 m, 16 VI, 1046, Franchet» (P).

На каменистых, щебнистых и травянистых склонах, в арчевниках, 1800—3600 м над ур. м.

Распространение. Средняя Азия (Памиро-Алай).

6. *L. tschimganicus* Lipsky, 1904, Acta Horti Petropol. 23, 1 : 212; Левин, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 5 : 277; он же, 1954, Фл. СССР, 20 : 279; Цукерв. 1987, Опред. раст. Ср. Азии, 9 : 41.

Тип: Тянь-Шань «гора Чимган в Ташкентском Алатау, по левую сторону р. Чирчик, 5—8500 ft., 21 VI 1881, А. Регель»(LE!).

На каменистых, щебнистых склонах, галечниках, россыпях, до 2000 м над ур. м.

Распространение. Средняя Азия (Зап. Тянь-Шань).

7. *L. allotrius* (Rech. f.) A. Budantz. comb. nov. — *Nepeta allotria* Rech. f. 1980, Oesterr. Bot. Wochenbl. 134 : 291; id. 1982, Fl. Iran. 150 : 215; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 123.

Тип: Иран «Elburs, Elika, inter Makloz et Dahla (mons), 3800 m, 5 VIII 1972, N 15184-E, Terme» (W, photo!, isotypus E).

Несмотря на то что этот вид обладает всеми признаками, характерными для рода *Lophanthus* (на что обратил внимание Rechinger, 1982), он был описан как представитель *Nepeta,* хотя и без указания принадлежности к какой-либо секции.

Возможно, его положение в системе рода *Lophanthus* в дальнейшем будет скорректировано при наличии дополнительного фактического материала.

8. *L. subnivalis* Lipsky, 1904, Acta Horti Petropol. 23, 1 : 209, incl. var. *virescens*; Левин, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 5 : 284; он же, 1954, Фл. СССР, 20 : 281; Цукерв. 1987, Опред. раст. Ср. Азии, 9 : 43. — *L. tomentosus* Regel, 1882, Изв. общ. любит. естествозн. антроп. этногр. 34, 2 : 63, non Forst. 1776. — *L. virescens* (Lipsky) Koczk. 1986, Фл. ТаджССР, 8 : 102; Цукерв. 1987, цит. соч.: 43.

Т и п: Памиро-Алай «Кафарага, 22 VI 1870, О. Федченко» (LE!).

На каменистых склонах, скалах, на галечниках, в арчевниках, 2200—3700 м над ур. м.

Распространение. Средняя Азия (Памиро-Алай).

В трактовке этого вида мы придерживаемся точки зрения В.И. Липского (1904) и Э.Г. Левина (1941), которые различали растения с менее опушенными зелеными стеблями и листьями как *L. subnivalis* var. *virescens*. Эта разновидность, вероятно, имеет происхождение от гибридизации типичных *L. subnivalis* частично с видом *L. ouroumitanensis* (поскольку внутри ее ареала встречаются растения с морщинистыми и плоскими, что характерно для последнего вида, листьями), а частично с видом *L. schtschurowskianus* (растения этого происхождения распространены главным образом на Алайском и Заалайском хребтах и отличаются от остальных памиро-алайских экземпляров разновидности острыми зубцами чашечки).

9. *L. tibeticus* C.Y. Wu et Y.C. Huang, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 2 : 150; Huang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin. 65, 2 : 264.

Тип: «Tibet: Kata, 4400 m. s. m., 30 V 1959, N 119, Tibet Exped. Nankin.» (HP).

На каменистых и щебнистых склонах, по берегам рек, 4400 м над ур. м.

Распространение. Китай: Тибетское нагорье (юг).

10. *L. dschuparensis* (Bornm.) Levin, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 5 : 289. — *Nepeta dschuparensis* Bornm. 1899, Bull. Herb. Boiss. 7, 4 : 244; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 157; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 124.

Т и п: Иран «prov. Kerman: in reg. alp. m. Kuh-i-Dschupar, 3300—3600 m.s.m., 10 VI 1892, N 4322, J. Bornmüller» (G, isotypus LE!).

На каменистых склонах, 2800—3600 м над ур. м.

Распространение. Иран (Загрос, Кухруд).

11. *L. sessilifolius* (Bunge) Levin, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 5 : 291. — *Nepeta sessilifolia* Bunge, 1873, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), Sér. 7, 21, 1 : 54; Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 649; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 159; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 127.

Т и п: Иран «Prope Kuhrud inter Isfahan et Kaschan, Bunge et Bienert»(LE!).

На каменистых склонах и выходах известняков, 2600—4100 м над ур. м.

Распространение. Иран (Кухруд).

Sect. 2. **Psilonepeta (Benth.) A. Budantz. comb. nov.** — *Nepeta* sect. *Psilonepeta* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 392.

Тип: *L. laxiflorus* (Benth.) Levin.

Чашечка трубчатая, зубцы линейно-ланцетные или ланцетные, трубка венчика изогнутая, в 2—2.5 раза длиннее чашечки, к отгибу слабо расширенная или не расширенная, нижняя (морфологически верхняя) губа короткая, прямая, выемчатая.

12. *L. laxiflorus* (Benth.) Levin, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 5 : 291. — *Nepeta laxiflora* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 393; Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 649; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 159; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 125. — *N. scabridifolia* Stapf, 1885, Denkschr. Oesterr. Akad. Wiss. (Math.-Naturw.) 50 : 44. — *Lophanthus scabridifolius* (Stapf) Levin, 1941, цит. соч.: 290.

Тип: «In Persia australi, N 1745, Aucher-Eloy» (G, isotypus K).

На каменистых склонах, выходах известняков, по лощинам, залежам, 1700—2700 м над ур. м.

Распространение. Иран (Загрос, Кухруд).

13. *L. michauxii* (Briq.) Levin, 1941. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 5 : 293. — *Nepeta michauxii* Briq. 1898, Annu. Cons. Jard. Genève, 2 : 105.

Описан из Ирана «In Persia australi, Michaux» (G).

Известен только типовой образец.

Статус и положение этого вида нуждаются в подтверждении. Rechinger (1982) упоминает о *N. michauxii* лишь в примечании к *N. macrosiphon* Boiss., считая их синонимами. Кроме того, он указывает, что типовой образец представлен только участком стебля без венчиков и листьев. Briquet (1898) поместил *N. michauxii* в подсекцию *Psilonepeta* (и на этом основании Левин отнес этот вид к роду *Lophanthus*), а в диагнозе отметил прямую или почти прямую чашечку с прямым зевом (что отличает этот вид от *N. macrosiphon*, у которого чашечка в зеве скошенная и спереди с глубоким вырезом между зубцами нижней губы).

14. *L. depauperatus* (Boiss.) Levin, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 5 : 289. — *Nepeta septemcrenata* var. *depauperata* Boiss. 1846, Diagn. Pl. Or. nov. Sér. 1, 7 : 51. — *N. depauperata* Boiss. 1846, l. c.: 51, nom. provis. — *N. depauperata* (Boiss.) Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 392; Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 650; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 158; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 124.

Тип: Иран «Ad rupes faucium m. Sabst-Buschom pr. u. Schiras, 13 V 1842, N 374, T. Kotschy» (G, isotypus LE!).

На каменистых склонах, выходах известняков, скалах, 2000—3500 м над ур. м.

Распространение. Иран: Загрос (юг).

14. *L. adenocladus* (Bornm.) Levin, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 5 : 294. — *Nepeta adenoclada* Bornm. 1899, Bull. Herb. Boiss. 7, 4 : 243; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 160; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 123.

Тип: «Persia australis, prov. Farsistan, in fissuris rupium ad pylas „Coelepersia“ dictas, inter Murghab et ruinas Persepolitanas, 1900 m.s.m., 6 XI 1982, N 4333, J. Bornmüller» (G).

Известен только типовой образец.

15. *L. archibaldii* (Rech. f.) A. Budantz. comb. nov. — *Nepeta archibaldii* Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 160; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 123.

Тип: Иран «Zard Kuh „The Laieh Sabz“, crevices and fissures on sheer, N and NW facing limestone cliffs, 4140 m, 5 VIII 1966, N 2994, Archibald» (W).

Известен только типовой образец.

16. *L. iranshahrii* (Rech. f.) A. Budantz. comb. nov. — *Nepeta iranshahrii* Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 139; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 125.

Тип: Иран «Bakhtiari: Ardal, Zard-Kouh, 2700—3200 m, 14—15 VI 1973, N 15697-E, Iranshahr et Moussavi» (W, photo!).

Известен только типовой образец.

Rechinger (1982) поместил этот вид в состав секции *Capituliferae* рода *Nepeta*, однако по фотографии типа можно определить, что он, несомненно, принадлежит к роду *Lophanthus*, так как имеет характерный для видов секции *Psilonepeta* венчик. По остальным признакам занимает изолированное положение в роде.

17. *L. elegans* (Lipsky) Levin, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 5 : 288; Левин, 1954, Фл. СССР, 20 : 282; Цукерв. 1987, Опред. раст. Ср. Азии, 9 : 43; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 217. — *Nepeta elegans* Lipsky, 1904, Acta Horti Petropol. 23,1 : 224.

Тип: Памиро-Алай «Darwas: Omar ad fl. Pandsch ripam sinistram, IX 1882, A. Regel» (LE!).

На каменистых и мелкоземистых склонах, 2100—4200 м над ур. м.

Распространение. Средняя Азия (Памиро-Алай); Афганистан (Бадахшан).

18. *L. pinetorum* (Aitch. et Hemsl.) Levin, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 5 : 293. — *Nepeta pinetorum* Aitch. et Hemsl. 1882, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 19 : 183; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 115; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 154, incl. var. *honigbergii* (Rech. f.) Rech.; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 105. — *N. honigbergii* Rech. f. 1940, Ann. Naturh. Mus. (Wien), 51 : 420. — *N. cabulica* Rech. f. 1940, l. c.: 421.

Тип: Афганистан «Kurrum valley, Hariab district to Karatigah, 1879, N 447, J. Aitchison» (K, isotypi C, E, G, LE!).

На каменистых склонах, осыпях, скалах, по краям сосновых лесов, 1100—3500 м над ур. м.

Распространение. Афганистан (вост., сев.-вост.); Пакистан (Читрал, Гилгит).

Недостаток гербарного материала, к сожалению, не дает нам возможности сделать таксономическую оценку некоторых рас этого вида, для которого указываются (Hedge, Lamond, 1968; Rechinger, 1982; Hedge, 1990) широкие диапазоны изменчивости таких признаков, как размер чашечки, форма ее зубцов, а также характер соцветий.

19. *L. hedgei* (Freitag) A. Budantz. comb. nov. — *Nepeta hedgei* Freitag, 1972, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 31, 2 : 352; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 163.

Тип: Афганистан «Parwan: Ghorband valley, side valley 2 km above Farinjal to Surkhe Parsa, 2070 m, 27 VI 1967, N 1148, Freitag» (E, isotypus GOET).

Известен только типовой образец.

По свидетельству H. Freitag (1972), этот вид произрастает на сухих склонах, занятых полупустынной растительностью.

20. *L. varzobicus* Koczk. 1986, Фл. ТаджССР, 8 : 482; Цукерв. 1987, Опред. раст. Ср. Азии, 9 : 43.

Тип: «Таджикистан, южный склон Гиссарского хр., верховье р. Оджук, на восточном каменистом склоне, 2350 м, 18 VII 1962, N 6233, С. Юнусов» (LE!).

На каменистых, степных и субальпийских склонах, в арчевниках, среди группировок кустарников, 2000—2300 м над ур. м.

Распространение. Средняя Азия (Памиро-Алай).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Левин Э.Г. Род *Lophanthus* Benth. и его аналог *Pseudolophanthus* Levin // Тр. БИН АН СССР. 1941. Сер. 1. Вып. 5. С. 256—318. — *Левин Э.Г.* Род Лофант — *Lophanthus* Adans. // Флора СССР. Л.: Наука, 1954. Т. 20. С. 275—282. — *Липский В.И.* Материалы для флоры Средней Азии. II // Тр. Петерб. бот. сада. 1904. Т. 23. С. 1—247. — *Пояркова А.И.* Род Котовник — *Nepeta* L. // Флора СССР. Л.: Наука, 1954. Т. 20. С. 286—437. — *Bentham G. Labiatarum* genera et species. London, 1832—1836. 783 + LXVIII p. — *Bentham G. Labiatae* // De Candolle A. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1848. Vol. 12. P. 27—603. — *Boissier E.* Flora Orientalis. Vol. IV. Genevae; Basilieae, 1879. 1276 p. — *Briquet J. Labiatae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897. Teil 4. Abt. 3a. S. 183—375, 379—380. — *Briquet J.* Fragmenta monographiae *Labiatarum* // Ann. Cons. Jard. Genève, 1898. Ann. 2. P. 102—252. — *Freitag H.* Interesting and new *Labiatae* and *Capparidaceae* from Afghanistan // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1972. Vol. 31. N 2. P. 351—357. — *Hedge I.C. Labiatae* // Flora of Pakistan. N 192. Edinburgh, 1990. 310 p. — *Hedge I.C., Lamond J.M.* Studies in the flora of Afghanistan. VII // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 2. P. 89—161. — *Rechinger K.H. Nepeta* L. // Flora Iranica. Graz. 1982. N 150. P. 108—216.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 III 1992

УДК 582.669.26(571.1/5) © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 9

К. С. Байков

К СИСТЕМАТИКЕ *DIANTHUS SUPERBUS* S.L. (*CARYOPHYLLACEAE*)

K. S. BAIKOV. ON THE SYSTEMATICS OF *DIANTHUS SUPERBUS* S.L. (*CARYOPHYLLACEAE*)

Описан подвид *Dianthus superbus* subsp. *sajanensis* из высокогорий Южной Сибири; дано его детальное изображение и приведено сравнение с другими подвидами *D. superbus*. Установлена сомнительность названия *D. superbus* var. *rubicundus*, под которым определена в гербариях LE, MW, NS, TK часть образцов подвида *D. superbus* subsp. *sajanensis* и переходных к нему. Подтверждена приоритетность названия *D. superbus* subsp. *speciosus*.

При анализе морфологической изменчивости *Dianthus superbus* L. s. l. выявлена обособленность группы растений из высокогорий Южной Сибири. М.Г. Попов (1957 : 434), Л.И. Малышев (1965 : 122; 1968 : 108) и И.М. Красноборов (1976 : 110) отнесли эти растения к *D. superbus* var. *rubicundus* Ser. ex DC., причем Попов отождествил эту разновидность с *D. superbus* var. *speciosus* Reichenb. Г.А. Пешкова (1979 : 333), следуя данным С.К. Черепанова (1973 : 161), привела другое название — *D. superbus* subsp. *alpestris* Kablik ex Čelak., указав в синонимах subsp. *speciosus* (Reichenb.) Hayek.

Прояснить ситуацию помогло изучение истории таксонов. Гвоздика под названием *D. superbus* была описана во втором издании «Flora suecica» (Linnaeus, 1755 : 146), где сказано: «*Dianthus* (*superbus*) floribus paniculatis: squamis calycinis brevibus acuminatis, corollis multifido-capillaribus, caule erecto».

Сведения о морфологической неоднородности *D. superbus* содержатся уже в «Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis» (Candolle, 1824 : 365), где по рукописи N.C. Seringe описана разновидность *D. superbus* с пурпуровыми лепестками: «*β. rubicundus* (Ser. mss.) petalis purpureis». Многие авторы впоследствии не признали эту разновидность, очевидно, из-за недостатка диагностических признаков. По нашему мнению, *D. superbus* var. *rubicundus* Ser. ex DC. — это сомнительное название (nomen ambiguum), так как признак пурпуровой окраски лепестков свойствен различным внутривидовым таксонам *D. superbus*.

H. Reichenbach (1832 : 808), не ссылаясь на *D. superbus* var. *rubicundus* Ser. ex DC., описывает из Южного Тироля другую разновидность: «*β. speciosus*: caule stricto 1-paucifloro, flore triplo majori, disco atropurpureo-atomario». Позднее он возвел ее в ранг самостоятельного вида — *D. speciosus* (Reichenb.) Reichenb., дал детальное изображение этого вида и *D. superbus*, различив их по форме листьев и размерам цветков (Reichenbach, 1842—1844 : 46, tabl. 259, 260). Подпись к рисунку содержит указание на эксикаты «Fl. g. exsicc. 2097». Один из этих эксикатов, хранящийся в гербарии LE, соответствует не *D. superbus* subsp. *speciosus*, а *D. monspessulanus* L. (=*D. steinbergii* Sieb.), или «*α. minor*» на таблице у Рейхенбаха. A. Kerner (1883 : 78) приводит интересный комментарий к этой таблице: центральный рисунок на табл. 260, непосредственно на котором стоят номер 5032b и название *D. speciosus* Reichenb., есть собственно *D. speciosus*; другие 2 экземпляра с одиночными цветками, изображенных на этой же таблице, относятся к *D. steinbergii* Sieb., при этом на одном рисунке (*α. minor*) дана форма этого вида с гинодиэцией, а на другом (*β. major*) — с андродиэцией.

В качестве подвида *D. superbus* subsp. *speciosus* (Reichenb.) Simk. эту форму приняли L. Simonkai (1886 ; 122; указание на подвидовой ранг содержится в предисловии, p.VII) и позднее A. Hayek (1907 : 9).

В 1875 г. L. Čelakovsky усложнил внутривидовую систему *D. superbus*, описав subsp. *sylvestris* Čelak. с типичными для *D. superbus* признаками и высокогорный subsp. *alpestris* Kablík ex Čelak., имеющий более крепкий одно- или малоцветковый стебель, более толстую чашечку, почти в 2 раза более крупные прицветные

чешуи, темно-пурпуровые лепестки с длинной обратнояйцевидной нерассеченной частью. О ранге описанных таксонов можно судить по предисловию (Čelakovsky, 1867 : VII), где в пространной форме сообщено о том, что подвиды обозначены в тексте латинскими буквами, а разновидности — греческими. Специально этому вопросу посвятил статью K. Domin (1948).

Первоописания *D. wimmeri* Wich., помещенного Čelakovsky в синонимах *I superbus* subsp. *alpestris*, мы не видели, однако J. Knapp (1872 : 344) в примечании к *D. wimmeri* цитирует часть протолога: «caule erecto, foliorum verticillis 2-3 supremis ramos floriferos gerentibus, ramis floriferis arrectis, floribus dilute violaceo-rubellis, *Diantho superbo,* major, omnibus partibus robustior». В описании отмечены такие признаки этой гвоздики, как крупные бледно-фиолетово-красноватые цветки, прицветные чешуи в числе 4-6, все части растения более мощные, чем у *D. superbus*.

Исследованный нами гербарный материал оказался недостаточным для четкого определения границ между подвидами *D. superbus* subsp. *speciosus* (Reichenb.) Simk. и *D. superbus* subsp. *alpestris*. Косвенным доказательством самостоятельности этих таксонов служат следующие данные. Knapp (1872 : 344) рассматривал в пределах *D. superbus* как отличающиеся друг от друга разновидности var. *alpinus* Kablík (=*D. wimmeri* Wich.) и var. *speciosus* Reichenb. Čelakovsky (1875) при описании *D. superbus* subsp. *alpestris* не цитирует *D. superbus* var. *speciosus* Reichenb. Большой знаток семейства гвоздичных F. Williams отличал *D. wimmeri* (синоним *D. superbus* subsp. *alpestris*) от *D. superbus* var. *speciosus* (Williams, 1885 : 344). В обработке, посвященной гвоздикам Центральной Европы, он отметил (Williams, 1890 : 35-36), что *D. wimmeri* обитает на территории Австрии и Швейцарии, а *D. superbus* var. *speciosus* — «in Carniola, Salzburg, and Transsilvania ... in higher and drier situations than the type». *D. superbus* s. str., по его мнению, встречается в Австрии, Германии, Румынии, Польше, Дании, Италии, Швейцарии.

На основе анализа гербарных материалов (LE, MW, NS, TK) и изложенных выше сведений мы принимаем выделение в пределах *D. superbus* L. s. l. подвидов subsp. *superbus*, subsp. *speciosus* и subsp. *alpestris*.

1. *D. superbus* subsp. *superbus*. — Tutin, 1964, Fl. Europ. 1 : 198; Friedrich, 1978, Ill. Fl. Mitt.-Eur. ed. 2, 2, 8 : 1021. — *D. superbus* L. 1755, Fl. Suec. ed. 2: 146, p. max. p.; id. 1759, Amoen. Acad. 4 : 272; id. 1762, Sp. pl. ed. 2: 589, p. max. p.; Willd. 1799, Sp. pl. 2, 1 : 679; DC. 1824, Prodr. 1 : 365, incl. var. *rubicundus* Ser. ex DC. nom. ambig. rej. propos.; Sadl. 1825, Fl. Comit. Pest. 1 : 305; Bunge, 1830, Fl. Alt. 2 : 137; Reichenb. 1832, Fl. Germ. excurs. 2 : 808, p. p. excl. var.; Hegetschw. 1838—1839, Fl. Schweiz.: 410, p.p.; H. Richt. 1840, Codex bot. Linn.: 427, p. max. p.; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 285, p. p., quoad descr.; Koch, 1843, Syn. Fl. Germ. Helv. ed. 2, 1 : 107; Turcz. 1842—1845, Fl. Baical.-Dahur. 1 : 197, incl. var. *rubicundus*; Reichenb. 1842—1844, Icon. Fl. Germ. Helv. 6 : 46, tabl. 259; Knapp, 1872, Pfl. Galiz.: 344, p.p. excl. var.; A. Kerner, 1883, Sched. fl. exs. Austro-Hung. 2 : 78; F. Williams, 1885, Journ. Bot. (London): 344, p.p. excl. var.; id.1890, Pinks centr. Eur.: 35, p. p. excl. var.; id. 1899, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 34 : 427; Simonk. 1887, Enum. fl. Transsilv.: 121; Sagorski, 1891, Fl. Centralkarpath. 2 : 81, p. p. excl. var.; Крыл. 1901, Фл. Алт. 1 : 134; он же, 1931, Фл. Зап. Сиб. 5 : 1100; Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 856; он же, 1941, Фл. Забайк. 4 : 333, p. p. quoad descr.; Клок. 1952, Фл. УРСР, 4 : 601; М. Поп. 1957, Фл. Ср. Сиб. 1 : 434, p. p. excl. var.; Малыш. 1965, Высокогорная фл. Вост. Саяна: 122, p. p. excl. var.; он же, 1968, Опр. высокогорных раст. Южн. Сиб.: 108, p. p. excl. var.; Петровский, 1971, Аркт. фл. СССР, 6 : 122; Красноборов, 1976, Высокогорная фл. Зап. Саяна: 110, p. p. excl. var.; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб. 1 : 333; Данилов, 1984, Опр. раст. Тувинской АССР: 62. — *D. superbus* subsp. *sylvestris* Čelak. 1875, Prodr. Fl. Böhmen, 3 : 508. — *Caryophyllus superbus* (L.) Moench, 1794, Meth. Pl.: 59.

Описан из Лапландии («in pratis et graminosis Lapponiae»).

Распространение. Европа, Сибирь, Дальний Восток, Монголия.

2. *D. superbus* subsp. *speciosus* (Reichenb.) Simonk. 1887, Enum. fl. Transsilv.: 122; Hayek, 1907, Sched. fl. Stiriac. 11-12 : 9; Pawł. 1956, Fl. Tatr. 1 : 250; Tutin, 1964, Fl. Europ. 1 : 198, cum auct. comb. Pawł. — *D. superbus* var. *speciosus* Reichenb. 1832, Fl. Germ. excurs.: 808; Knapp, 1872, Pfl. Galiz.: 344; F. Williams, 1885, Enum. sp. var. *Dianthus*: 344; id. 1890, Pinks centr. Eur.: 35, Sagorski, 1891, Fl. Centralkarpath. 2 : 81, excl. syn. — *D. speciosus* (Reichenb.) Reichenb. 1842—1844, Icon fl. Germ. Helv. 6 : 46, tabl. 260, excl. var.; A. Kerner, 1883, Sched. fl. exs. Austro-Hung. 2 : 77, excl. syn.; Клок. 1952, Фл. УРСР, 4 : 644. — *D. superbus grandiflorus* stat. indefin. Hegetschw. 1838—1839, Fl. Schweiz. 2 : 410.

Описан из Южного Тироля, Австрия («in Südtyrol»).

Распространение. Трансильванские Альпы, Зальцбург, Крайна.

3 *D. superbus* subsp. *alpestris* Kablík ex Čelak. 1875, Prodr. Fl. Böhmen, 3 : 508; Friedr. 1978, Ill. Fl. Mitt.-Eur. ed. 2, 2, 8 : 1021, cum auct. basionymum Uechtr. — *D. wimmeri* Wich. 1854, Jahresb. Schles. Ges.: 75 (ex ips. (Čelak. — K. Байков) syn.); F. Williams, 1885, Enum. sp. var. *Dianthus*: 344; id. 1890, Pinks centr. Eur.: 36.

Описан из Богемии (Чехо-Словакия) («Auf grasigen Bertriften des hohen Riesengebirges»).

Распространение. Чехо-Словакия, Австрия, Швейцария.

Сравнивая высокогорные растения из Саян, с нагорья Сангилен в Туве и хр.Хамар-Дабан в Южном Прибайкалье с подвидами *D. superbus*, мы выявили различия, достаточные для описания нового таксона подвидового ранга.

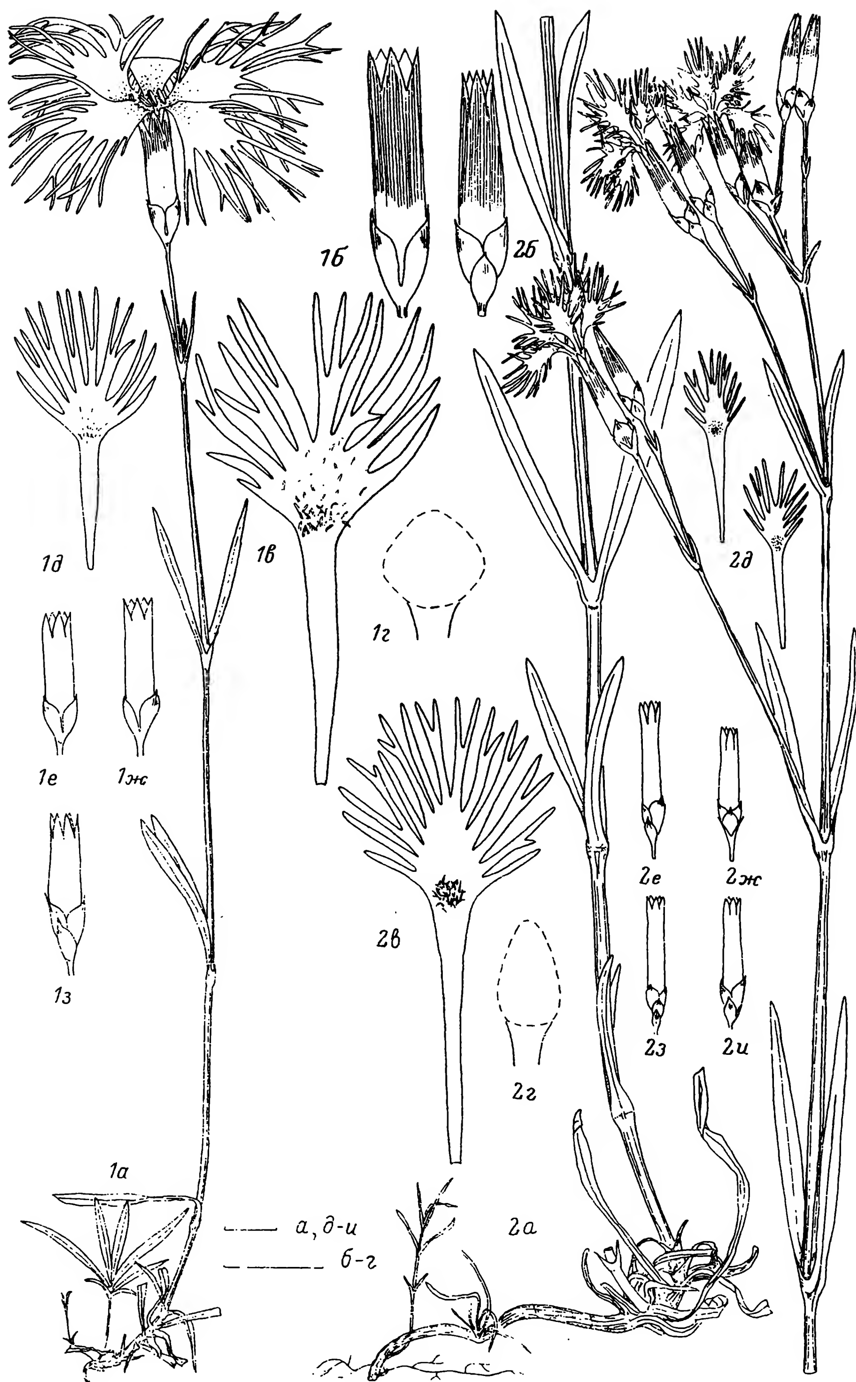
4. *D. superbus* subsp. *sajanensis* Baikov subsp. nov. — *D. superbus* var. *rubicundus* auct. non Ser. ex DC. nom. ambig. rej. propos.; М. Поп. 1957, Фл. Ср. Сиб. 1 : 434, p. p.; Малыш. 1965, Высокогорная фл. Вост. Саяна: 122; он же, 1968, Опр. высокогорных раст. Южн. Сиб.: 108; Красноборов, 1976, Высокогорная фл. Зап. Саяна: 110. — *D. superbus* subsp. *alpestris* auct. non Kablík ex Čelak. Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб. 1 : 333, excl. syn.

Caules saepe solitarii, tenues, erecti subcylindrici, 4—6 nodosi, glabri, laeves, 25—40 cm alt., basi 1—2 mm crassi, simplices, rarius apice pauciramosi. Folia linearia vel lineari-lanceolata, longe acuminata, 1—3 nervia, plana, glabra, margine scabrella, violascenti-viridia, 2.5—7 cm lg. et 2.5—4.5 mm lt.; foliorum vaginae violascentes 2—4 mm lg. Flores solitarii vel 2—3(5), magni, ca 6 cm in diam., atro-purpurei. Squamae 2(4), late ovatae, acutato-ellipticae vel lanceolatae, apice vulgo sensim acuminatae, violascentes vel atro-violascentes, saepe glaucescentes, calyce duplo-triplo breviores. Calyx tubulosus, vulgo apicem versus non angustatus, violaceus vel atro-violascens, saepe glaucescens, (20)22—27(30) mm lg. et 4.5—6 mm lt., basi dentium 4.5—5.5 mm lt.; dentes lanceolato-triangulares, acuti, violacei vel fusci, 4.5—5.5 mm lg. et 1.8—2.6 mm lt. Petala 40—45(50) mm lg., superne versus unguem barbellata, reflexa, lamina 22—26(28) mm lg. et 20—25 mm lt., in lacinias lineares, parti centrali indivisae aequilatas, rarius sesqui-duplo longiores profunde multifida; parte centrali orbiculato-rhomboidea vel late ovata, 8—11 mm lg. et lt. (Fig.)

Typus: Montes Sajanenses Orientales, in cursu superiore fl. Oka, ad ripam dextram fl. Zhohoi, deslivitas occidentalis; in lariceto, 24 VII 1986, N. Vlassova, N 400, fl. (LE, isotypi — NS, TK).

Dianthus superbus.

1 — subsp. *sajanensis*, 2 — subsp. *superbus*. *а* — внешний вид; *б* — чашечка; *в, д* — лепесток; *г* — нерассеченная часть лепестка; *е—и* — чашечка с прицветными чешуями. *1а —з* — isotypi (NS); *2а—д* — окр. г. Томска, около университета, 25 VI 1886, П.Крылов (TK); *2е* — Новосибирская обл., Тогучинский р-н, окр. пос. Мирный, 6 VIII 1985, М.Ревякина (NS); *2ж* — Красноярский край, Балахтинский р-н, окр. с. Еловка, терраса р. Чулым, 25 VII 1973, Нейфельд, Жарких (NS); *2з* — Иркутская обл., Осинский р-н, улус Матоган, 3 VIII 1955, М.Фролова (NS); *2и* — Иркутск, окр. Академгородка, 28 VII 1976, З.Малышева (NS). Масштабные линейки — 1 см.


1а
1б
1в
1г
1д
1е
1ж
1з
2а
2б
2в
2г
2д
2е
2ж
2з
2и
а, д-и
б-г

A f f i n i t a s. A subspeciebus proximis *D. superbi* subsp. *superbo* et subsp. *alpestri* Kablík ex Čelak. (= *D. wimmeri* Wich.) caule 4—6 internodiis, nec 7—10, squamis 2(4), nec 4—6, calycibus apicem versus non angustatis, petalorum laminis minus profunde dissectis, laciniis latioribus necnon parte centrali forma aliena, a priore praeterea caule unifloro (raro 2—5 floro), calycis squamis longioribus, calycibus latioribus, floribus majoribus, petali parte centrali indivisa orbiculato-rhomboidea vel late ovata (nec oblongata vel ovata), a posteriore vero caule tenuiore, calycibus minoribus, necnon petali parte centrali non obovata differt.

Стебли часто одиночные, тонкие, прямостоячие, почти цилиндрические, с 4—6 узлами, голые, гладкие, 25—40 см выс., у основания 1—2 мм в диам., простые, реже наверху маловетвистые. Листья линейные или линейно-ланцетовидные, длинно заостренные, 1—3-жилковатые, плоские, голые, по краю слегка шероховатые, пурпурово-зеленые, 2.5—7 см дл. и 2.5—4.5 мм шир.; влагалища листьев пурпуровые, 2—4 мм дл. Цветки одиночные или в числе 2—3(5), крупные, около 6 см в диам., темно-пурпуровые. Чешуи чашечки в числе 2(4), широкояйцевидные или обратнояйцевидные, заостренно-эллиптические или ланцетовидные, наверху обычно постепенно заостренные, фиолетовые или фиолетово-черные, часто сизоватые, в 2—3 раза короче чашечки. Чашечка трубчатая, обычно кверху не суженная, фиолетовая или фиолетово-черная, часто сизоватая, (20)22—27(30) мм дл. и 4.5—6 мм шир., в основании зубцов 4.5—5.5 мм шир.; зубцы ланцетовидно-треугольные, острые, фиолетовые или бурые, 4.5—5.5 мм дл. и 1.8—2.6 мм шир. Лепестки 40—45(50) мм дл., сверху по направлению к ноготку мелкобородчатые, отогнутые; пластинка лепестков 22—26(28) мм дл. и 20—25 мм шир., глубоко многораздельная на линейные доли, равные ширине центральной нерассеченной части, реже в 1.5—2 раза длиннее ее; центральная часть пластинки округло-ромбовидная или широкояйцевидная, 8—11 мм дл. и шир. (см. рисунок).

Т и п: Восточный Саян, верховья р. Оки, правый берег р. Жохой, западный склон, лиственничник, 24 VII 1986, Н. Власова, N 400, цв. (LE, изотипы — NS, TK).

Р о д с т в о. От близких подвидов *D. superbus* subsp. *superbus* и *D. superbus* subsp. *alpestris* Kablík ex Čelak. (= *D. wimmeri* Wich.) отличается стеблем с 4—6 междоузлиями, а не 7—10, прицветными чешуями в числе 2(4), а не 4—6, чашечками, кверху не суженными, менее глубоко рассеченной пластинкой лепестков, более широкими долями пластинки и формой центральной части лепестка; от первого подвида, кроме того, отличается одноцветковым (редко с 2—5 цветками) стеблем, более длинными прицветными чешуями, широкими чашечками, крупными цветками с округло-ромбовидной или широкояйцевидной (не продолговатой или яйцевидной) центральной нерассеченной частью лепестков, от второго — более тонким стеблем, более мелкими чашечками, необратнояйцевидной центральной частью лепестков.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Восточный Саян, Западный Саян, нагорье Сангилен, хр. Хамар-Дабан. В высокогорных районах по всей Южной Сибири, а также и в Монголии встречаются экземпляры с переходными от *D. superbus* subsp. *sajanensis* к типовому подвиду признаками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Красноборов И.М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука, 1976. 379 с. — *Малышев Л.И.* Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965. 368 с. — *Малышев Л.И.* Определитель высокогорных растений Южной Сибири. Л.: Наука, 1968. 283 с. — *Пешкова Г.А.* Род *Dianthus* L. // Флора Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. Т. 1. С. 332—334. — *Попов М.Г.* Флора Средней Сибири. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 555 с. — *Черепанов С.К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (Т. I—XXX). Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Candolle A.P. de.* Prodromus systematis naturalis

regni vegetabilis. Vol. 1. Parisiis, 1824. 784 p. — *Čelakovsky L.J.* Prodromus der Flora von Böhmen. Praha, 1867. Vol. 1; 1875. Vol. 3. — *Domin K.* Subspecie české flory, roslišené Lad. Čelakovským v jeho «Prodromu» (1867—1883). Praha, 1948. 38 p. — *Hayek A.* Schedae ad floram stiriacum exsiccatam. Wien, 1907. Lief. 11-12. 30 p. — *Kerner A.* Schedae ad floram exsiccatam austro-hungaricam opus cura Musei botanici Universitatis Vindobonensis conditum. Vol. 2. Wein, 1883. 175 p. — *Knapp J.A.* Die bisher bakannten Pflanzen Galiziens und der Bukowina. Wien, 1872. XXXI. 520 p. — *Linnaeus C.* Flora Svecica. 2 ed. Stockholmiae, 1755. 461 p. — *Reichenbach H.G.L.* Flora germanica excursoria. Lipsiae, 1832. Sect. 3. P. 436—878. — *Reichenbach H.G.L.* Icones flores germanicae et helveticae. Lipsiae, 1842—1844. T. 5—6. 84 p. — *Simonkai L.* Enumeratio florae transsilvanicae vesculosae critica. Budapest, 1886. — *Williams F.N.* Enumeratio specierum varietatumque generis *Dianthus* // Journ. Bot. (London). 1885. Vol. 23. P. 340—349. — *Williams F.N.* The pinks of central Europe.London, 1890. 66 p.

Центральный сибирский ботанический
сад СО РАН
Новосибирск

Получено 1 IV 1991

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (282.2) (470.40/43)

В. Г. Папченков, Т. Л. Шпак

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ОСТРОВАХ И МЕЛКОВОДЬЯХ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

V. G. PAPCHENKOV, T. L. SHPAK. FLORISTIC FINDINGS ON THE ISLANDS AND SHALLOW WATERS OF THE KUIBYSHEV RESERVOIR

Приведены данные о находках на островах и мелководьях Куйбышевского водохранилища 115 видов сосудистых растений, из которых 50 видов впервые указываются для флоры Татарстана, 22 — для флоры Чувашии и 32 — для флоры республики Марий-Эл. 33 вида являются новыми для флоры Среднего Поволжья. Указаны новые местообитания 28 видов редких растений.

В основу статьи положены материалы флористических исследований 1988—1990 гг. на островах и мелководьях верхней части Куйбышевского водохранилища (далее — вдхр.) — от плотины Чебоксарской ГРЭС до Волжско-Камского озеровидного расширения включительно. В этой части вдхр. выявлено 926 видов сосудистых растений и их гибридогенных форм. В это число включены как аборигенные и заносные растения из естественных местообитаний, так и 74 вида растений, культивируемых в садах и огородах многочисленных под Казанью дачных участков. В приводимый далее перечень флористических находок культивируемые растения включены лишь в том случае, если они были обнаружены в естественных местообитаниях.

Achillea collina J. Becker ex Reichenb. Этот, а также другой вид, недавно описанный из группы *A. millefolium* L. s. l., — *A. submillefolium* Klok. et Krytzka (Тысячелистники, 1984) обычны на сухих местах островов вдхр. на всем протяжении обследованного участка. *A. collina* недавно был отмечен для марийской флоры (Папченков, 1990). Других сведений об этих видах во флористической литературе по Среднему Поволжью не было.

A. inundata Kondr. Татарстан, Куйбышевский р-н, мелкие острова — гривы вдхр. у пос. Болгары, 29 VI 1988; острова между селами Измери и Березовая Грива, 6 VII 1988. Новый для флоры Татарстана вид. Встречается в марийской флоре (Папченков, 1990).

**A. stepposa* Klok. et Krytzka.[1] Татарстан, Алексеевский р-н, о-в Сосновый у с. Лебедино, сосняк с березой, 20 VII 1988. Ближайшие местонахождения — Башкирия и Оренбургская обл. (Тысячелистники, 1984).

Agropyron fragile (Roth) P. Candargy var. *sibiricum* (Willd.) Tzvel. Республика Марий-Эл, Звениговский р-н, остров вдхр. ниже устья р. Мал. Кокшага, песок по берегу, 1 VII 1989. Н.Н. Цвелевым (1974) указан для Восточного района во «Флоре европейской части СССР». Для марийской флоры отмечается впервые.

**Agrostis* × *fouilladei* Fourn. (*A. canina* L. × *A. tenuis* Sibth.). Чувашия, о-в Сидельниковский верхний, 24 VI 1989.

[1] Звездочкой отмечены виды, новые для Среднего Поволжья.

A. vinealis Schreb. Обычен для сухих островов Волжско-Камского озеровидного расширения и более редок для островов в верховьях вдхр. в пределах республики Марий-Эл и Чувашии. Для флоры Чувашии приводится впервые.

Alisma juzepczukii Tzvel. Ранее был известен для северо-западных районов страны (Цвелев, 1974). Собран в верховьях вдхр. на обсыхающих мелководьях ряда островов: Чувашия, о-в Сидельниковский верхний, 24 VI 1989; республика Марий-Эл, 2 острова у устья р. Илеть, 2 и 7 VII 1989; Татарстан, остров-заказник Мизиновского охотничьего хозяйства, 15 VIII 1979.

По-видимому, вид распространен гораздо шире, чем это принято считать. Просмотр материалов по роду *Alisma* L. в гербарии Казанского государственного университета (КГУ) (KAZ) показал, что ряд сборов, хранящихся под названием *Alisma lanceolatum* With., в действительности следует относить к *A. juzepczukii.*

A. lanceolatum With. На вдхр. собран в Зеленодольском р-не Татарстана: Мизиновский остров-заказник, обсохшая дорога через протоку, 11 VIII 1986. Редкий для Среднего Поволжья вид, до сих пор не встречен в республике Марий-Эл и Чувашии.

Показан как вид, довольно часто встречающийся во флоре Татарстана (Определитель..., 1979), однако бóльшая часть сборов относится к предыдущему виду либо к наземной форме *A. gramineum* Lej., которая для Татарстана в упомянутом «Определителе» не приводится, хотя, по нашим наблюдениям, и на вдхр., и в Среднем Поволжье в целом встречается достаточно часто.

Bidens frondosa L. Интенсивно распространяющийся адвентивный вид. В Среднем Поволжье был пока известен лишь по недавней находке в пос. Пемба республики Марий-Эл (Абрамов, 1989). Нами встречен на 5 островах в верховьях вдхр. в пределах республики Марий-Эл (остров ниже устья р. Мал. Кокшага, затопляемая низина в ивняке, 1 VII 1989; остров у д. Чувашские Атары, 3 VII 1989) и Татарстана (остров у д. Нижние Вязовые, 29 VII 1989; 2 острова у пос. Васильево, 23 и 24 VI 1990). Для флоры Татарстана приводится впервые.

B. radiata Thuill. Считается редким в Среднем Поволжье (Определитель..., 1979; Определитель..., 1984; Абрамов, 1989). Нами встречен на 2 островах Волжско-Камского озеровидного расширения вдхр. (Кураловские о-ва, 4 VII 1988; низкий тростниковый остров у с. Лебедино, 19 VII 1988) и на 20 островах его верховьев в пределах республики Марий-Эл, Чувашии и Татарстана (Сидельниковские, Криушинские, Ураковский острова, более мелкие острова при впадении рек Мал. Кокшага, Бол. Кокшага, Илеть, у деревень Чувашские Атары и Мизиново, пос. Васильево, VI—VII 1989—1990). Таким образом, на вдхр. этот вид встречается достаточно часто. Для флоры Чувашии приводится впервые.

**Bolboschoenus planicilmis* (Fr. Schmidt) Egor. Встречен в Куйбышевском р-не Татарстана на приостровных мелководьях у пос. Болгары (27 VI 1988) и с. Куралово (4 VII 1988), а также в Звениговском р-не республики Марий-Эл на обсыхающей отмели острова ниже устья р. Мал. Кокшага (1 VII 1989).

**Bromopsis pumpelliana* (Scribn.) Holub. Собран на 5 островах в верховьях вдхр. в пределах республики Марий-Эл (острова Казин и Присидельников, 23 и 25 VI 1989), Чувашии (острова Сидельниковский верхний и Бол. Криушинский, 24 VI и 4 VII 1989) и Татарстана (один из островов у пос. Васильево, 23 VI 1990). Ближайшее местонахождение вида — Средний Урал (Цвелев, 1974).

Bryonia alba L. Татарстан, Куйбышевский р-н, о-в Спасский у с. Куралово, остатки кирпичных строений, 4 VII 1988. В одичалом виде в Татарстане встречен впервые. Ранее приводился для флоры республики как декоративное растение (Определитель..., 1979).

**Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm. Чувашия, вдхр., о-в Сидельниковский верхний, 24 VI 1989. Ближайшее местонахождение — Урал (Цвелев, 1974).

C. phragmitoides C. Hartm. Татарстан, Лаишевский р-н, вдхр., о-в Бол. Мансур, VII 1989. Возможно, именно этот вид указан для флоры Татарстана

под названием «*C. purpurea* (Trin.) Trin.» по единственной находке в пойме р. Ик (Определитель..., 1979).

**C. × subepigeios* Tzvel. (*C. epigeios* (L.) Roth × *C. purpurea* (Trin.) Trin.). Данный гибридогенный вид был встречен в 1989 г. на 4 островах в верховьях вдхр. в пределах Звениговского р-на. Для марийской флоры и флоры прилегающих территорий не приводился.

Camelina pilosa (DC.) N. Zing. Собран на о-ве Спасский у с. Куралово Куйбышевского р-на Татарстана (2 VII 1988). Новый вид для флоры Татарстана. Известен на всех прилегающих к нему территориях (Куданова, 1965; Определитель..., 1984; Абрамов, 1989; Определитель..., 1989).

Carex arnellii Christ. На вдхр. собран однажды в пределах республики Марий-Эл (о-в Сидельниковский нижний, 24 VI 1989). Редкий в Среднем Поволжье вид (Определитель..., 1979; Определитель..., 1984), недавно впервые отмеченный для марийской флоры (Абрамов, 1990; Абрамов, Папченков, 1990).

C. bohemica Schreb. На обсохших мелководьях о-ва Сосновый у с. Лебедино Алексеевского р-на Татарстана, 20 VII 1988; на 2 островах (у д. Чувашские Атары, 3 VII 1989; у устья р. Илеть, 5 VII 1989) в Звениговском р-не республики Марий-Эл. Редкий вид в Среднем Поволжье (Определитель..., 1979; Абрамов, 1989).

C. colchica J. Gay. Собран на сыром берегу залива вдхр. возле пос. Мирный (в черте г. Казани, 29 V 1978), на одном из мелких островов у пос. Болгары (27 VI 1988) и на о-ве Ржавец (26 VI 1988) в Куйбышевском р-не Татарстана. Редкий для флоры республики вид, известный по одной находке на юге Предволжья (Определитель..., 1979; Иванова, 1988).

C. flava L. Обсохшая часть залива о-ва Сосновый у с. Лебедино Алексеевского р-на Татарстана, 20 VII 1988. Редкий для флоры Татарстана вид, известный только из 3 пунктов Предволжья (Определитель..., 1979).

C. juncella (Fries) Th. Fries. Собран на 2 островах вдхр. в Куйбышевском р-не Татарстана: о-в Рыбацкий у пос. Болгары, 26 VI 1988; о-в Спасский у с. Куралово, 10 VII 1988. Новый вид для флоры Татарстана, известен в соседних республиках Марий-Эл и Чувашия (Папченков, Димитриев, 1987; Абрамов, 1989) и в Ульяновской обл. (Определитель..., 1984).

C. × toezensis Simonk. (*C. melanostachya* Bieb. ex Willd. × *C. riparia* Curt.). Этот гибридогенный вид собран на одном из островов у пос. Васильево Зеленодольского р-на Татарстана (24 VI 1990). Для флоры республики отмечается впервые.

Caulinia minor (All.) Coss. et Germ. Чувашия, Козловский р-н, о-в Мал. Криушинский, залив, 4 VII 1989. Новый для флоры Чувашии вид. В Среднем Поволжье относится к очень редким (Маевский, 1964; Определитель..., 1984; Абрамов, 1989).

Приведен он и для Татарстана (Маевский, 1964; Определитель..., 1979), но указание в «Определителе» (1979) на единственное его местонахождение основано на неверном определении плохо сохранившегося образца *Ceratophyllum demersum* L.

Chenopodium acerifolium Andrz. Довольно часто встречается на островах Куйбышевского вдхр. в пределах Татарстана и республики Марий-Эл. Для флоры последней он был недавно указан (Папченков, 1990), для флоры Татарстана приводится впервые. На одном из островов у пос. Васильево (23 VI 1990) и на побережье вдхр. в Верхне-Услонском р-не Татарстана (27 VII 1988) собран гибрид *C. album* L. × *C. acerifolium* Andrz.

C. ficifolium Smith. Отмечен на 3 островах вдхр. в пределах Куйбышевского р-на Татарстана. Недавно найден в республике Марий-Эл (Папченков, 1990). В Татарстане отмечается впервые.

C. fursajevii Aell. et Iljin. Обнаружен на о-ве Ураковском в Звениговском р-не республики Марий-Эл (26 VI 1989). Новый для марийской флоры вид.

C. strictum Roth и *C. suecicum* J. Murr. Оба вида встречены на многих островах практически на всей обследованной части Куйбышевского вдхр. В Татарстане и Чувашии отмечаются впервые, для республики Марий-Эл приводились ранее (Абрамов, 1989; Папченков, 1990).

Centaurea apiculata Ledeb. На островах вдхр. в пределах Куйбышевского и Алексеевского районов Татарстана: о-в Бол. Болгарский, 28 VI 1988; Измерские о-ва, 15 VII 1988; острова между селами Измери и Березовая Грива, 16 VII 1988; о-в Сосновый у с. Лебедино, 20 VII 1988. Этот вид для Татарстана приводится во «Флоре» П.Ф. Маевского (1964), но не упомянут ни в одной из региональных флористических работ.

C. biebersteinii DC. Куйбышевский р-н Татарстана, о-в Спасский, 4 VII 1988; острова между селами Измери и Березовая Грива, 16 VII 1988. Ранее в Татарстане был известен по находке на полотне железной дороги в г. Казани (Папченков, Димитриев, 1989).

**Echinochloa caudata* Roshev. Собран в верховьях Куйбышевского вдхр. в пределах республики Марий-Эл (остров ниже устья р. Мал. Кокшага, 1 VII 1989), в Чувашии (остров ниже пос. Звенигово, 29 VI 1989) и Татарстане (остров напротив пос. Васильево, 31 VII 1989). Дальневосточный вид, недавно обнаруженный Цвелевым (1984а) в низовьях рек Волги и Хопра.

Elatine hydropiper L. На вдхр. отмечен в обводненных низинах и обсыхающих заливах 6 островов в пределах Чувашии и республики Марий-Эл. В обеих республиках считается очень редким видом (Куданова, 1965; Абрамов, 1989).

Eleocharis uniglumis (Link) Schult. На 2 островах у устья р. Мал. Кокшага в Звениговском р-не республики Марий-Эл, 27 VI 1989. Новый вид для марийской флоры. Известен в соседнем Татарстане (Определитель..., 1979).

Elymus fibrosus (Schrenk) Tzvel. Республика Марий-Эл, вдхр., о-в Ураковский, 26 VI 1989. Очень редкий для марийской флоры вид (Абрамов, 1989).

**Epilobium rubescens* Rybd. На вдхр. встречен дважды — на Измерских о-вах в Татарстане (4 VII 1988) и на островах у д. Чувашские Атары (3 VII 1989) в республике Марий-Эл. Североамериканский, быстро распространяющийся адвентивный вид (Конспект..., 1975).

E. tetragonum L. Татарстан. Кураловские о-ва вдхр., 4 VII 1988. Новый для флоры Татарстана вид. Изредка встречается в соседних областях и республиках.

**Equisetum × litorale* Kühlew ex Rupr. Растения, вполне соответствующие описанию данного гибридогенного вида и экземплярам, хранящимся под этим названием в LE, были собраны 27 VI 1989 на обсыхающей песчано-илистой отмели одного из островов вдхр. в устье р. Мал. Кокшага (Звениговский р-н республики Марий-Эл).

Судя по коллекции гербария КГУ (KAZ), вид неоднократно был собран в пойме р. Камы в пределах Татарстана еще в конце 40-х годов, но либо определялся как *E. palustre* L., либо оставался неопределенным. Со Средней Волги растения этого вида, собранные в 1915—1916 гг. в Ульяновском уезде в пойме р. Волги и определенные А.П. Шенниковым как *E.× litorale*, имеются и в гербарии БИН (6 листов), но описание этих сборов по каким-то причинам не вошло во «Флору европейской части СССР» (Бобров, 1974).

E. ramosissimum Desf. На одном из небольших островов вдхр. у с. Лебедино Алексеевского р-на Татарстана, 18 VI 1988. Это вторая находка вида на вдхр. и третья — в Татарстане (Папченков, 1985).

E. × trachyodon A. Braun. Встречен на 3 островах вдхр. в пределах Куйбышевского р-на Татарстана: на 2 островах у пос. Болгары (28—29 VI 1988), на о-ве Спасский у с.Куралово (10 VII 1988). Прежде в Татарстане был известен по находке в Мензелинском р-не (Марков и др., 1988). Недавно приведен для Самарской Луки (Саксонов, Плаксина, 1990).

Erigeron annuus (L.) Pers. На вдхр. встречен дважды на о-ве Кушниковский у пос. Звенигово (30 VI 1989) (по острову проходит граница между республикой Марий-Эл и Чувашией). Данный адвентивный распространяющийся вид для этих

республик упоминается впервые. Недавно он был указан для Нижегородской обл. (Лукина, 1989).

Erysimum durum J. et C. Presl. Вид, считающийся западным и северо-западным, преимущественно заносным на территорию России (Котов, 1979), неоднократно встречен нами на островах и побережье вдхр. в пределах всех трех республик. Ранее он был отмечен на полотнах железных дорог Татарстана (Папченков, Димитриев, 1989); для республики Марий-Эл и Чувашии приводится впервые.

Euphorbia borodinii Sambuk. Отмечен на 14 островах в верховьях вдхр. — от о-ва Казин и Сидельниковских о-вов в зоне подпора (республика Марий-Эл и Чувашия) до системы островов у пос. Васильево (Татарстан). Для марийской и чувашской флор он уже был указан (Маевский, 1964; Абрамов, 1989), для флоры Татарстана приводится впервые.

E.esula L. Собран на о-ве Бол. Болгарский в Куйбышевском р-не Татарстана (28 VI 1988), на о-ве Сидельниковский верхний в Чувашии (24 VI 1989). В Татарстане вид был известен лишь с Прикамья (Определитель..., 1979), для Чувашии приводится впервые.

Festuca kirilowii Steud. Найден в 1989 г. на 6 островах в верховьях вдхр. в пределах Звениговского р-на республики Марий-Эл. Это второе указание на произрастание вида на территории этой республики (Папченков, 1990).

Описание экземпляров вида с островов Ураковского и Кушниковского соответствует описанию вида *F. eriantha* Honda (Кречетович, Бобров, 1934), отнесенного Цвелевым (1974) вместе с *F. kirilowii* к синониму *F. rubra* L. subsp. *aretica* (Hack.) Govor.

Galium album Mill. В пределах вдхр. собран на о-ве Сосновый у с. Лебедино Алексеевского р-на Татарстана в сосняке с березой (20 VII 1988), на о-ве Длинный у устья р. Мал. Кокшага в республике Марий-Эл (27 VI 1989). Недавно отмечен для марийской флоры (Папченков, 1990), для флоры Татарстана приводится впервые.

**G.* × *mutabile* Bess. (*G. ruthenicum* Willd. × *G. mollugo* L.). Республика Марий-Эл, 2 острова у д. Чувашские Атары, 3 VII 1989.

G. × *pseudorubioides* Klok. (*G. boreale* L. × *G. physocarpum* Ledeb.). Изредка встречается по островам всей обследованной части вдхр. В Среднем Поволжье вид был недавно указан только для марийской флоры (Папченков, 1990).

G. rivale (Sibth. et Smith) Griseb. Татарстан, Алексеевский р-н, о-в Лисья Грива у с. Березовая Грива, облесенная низина, 17 VII 1988. Новый для флоры Татарстана вид; часто встречается в республике Марий-Эл (Абрамов, 1989).

Hieracium filifolium Juxip. Республика Марий-Эл, Звениговский р-н, зона подпора вдхр., о-в Длинный у устья р. Мал. Кокшага, песчаный обрыв, 27 VI 1989. Вид обычно рассматривается в составе *H. umbellatum* L. s. l. Широко распространен (Шляков, 1989а), но конкретных указаний для территории Среднего Поволжья не было.

**H. pervagum* Jord. ex Boreau. Встречен на островах вдхр. в пределах республики Марий-Эл (остров ниже устья р. Мал. Кокшага, 1 VII 1989) и Чувашии (о-в Сидельниковский верхний, 24 VII 1989). Ближайшее местонахождение — Новгородская обл. (Шляков, 1989а).

**H. subhirsutissimum* Juxip. Татарстан, один из островов вдхр. у пос. Васильево, 23 VI 1990. Вид был известен только из Эстонии (Шляков, 1989а).

Hierochloë hirta (Schrank) Borb. subsp. *arctica* (C. Presl) G. Weimarck. Татарстан, один из островов вдхр. у пос. Васильево, 23 VI 1990. Новый для флоры Татарстана вид; недавно был приведен в качестве довольно часто встречающегося вида для марийской флоры (Абрамов, 1989).

Impatiens glandulifera Royle. Встречен 23 VI 1990 на одном из островов у пос. Васильево (Татарстан), где одиночно и группами рос у дачных построек, заборов и куч мусора. Культивируемое и часто дичающее растение, указанное в Среднем Поволжье пока только для марийской флоры (Абрамов, 1989).

На том же острове в качестве обильного сорняка встречается вид *I. parviflora* DC., известный в Татарстане по находкам в г. Казани и с. Раифа (Определитель..., 1979).

**Juncus minutulus* V. Krecz. et Gontsch. На о-ве Спасском у с. Куралово в Куйбышевском р-не Татарстана, 4 VII 1988. Достаточно редкий, не всегда признаваемый вид, приводимый для некоторых районов Верхней и Нижней Волги (Новиков, 1976).

**Koeleria grandis* Bess. ex Gorski. Дважды был собран на островах вдхр. в пределах Татарстана: на о-ве Тетюшский (25 VI 1988) и на о-ве у пос. Васильево (23 VI 1990). Среднеевропейский вид, встречающийся на Верхней Волге (Цвелев, 1974).

**K. sabulatorum* (Domin) Klok. Чувашия, вдхр., о-в Сидельниковский верхний, 24 VI 1989. Новый для флоры Средней Волги вид, распространяющийся от нее к западу и югу (Цвелев, 1974).

**Lotus ambiguus* Bess. ex Spreng. Неоднократно встречен в верховьях вдхр. в пределах Звениговского р-на республики Марий-Эл в период с 23 VI по 6 VII 1988 (острова Казин, Кушниковский, Ураковский, у деревень Чувашские Атары и Мари Луговая). Вид северо-западного и западного распространения (Миняев, Улле, 1987).

L. arvensis Pers. По сравнению с предыдущим видом отмечен только на островах Волжско-Камского расширения вдхр. (Куйбышевский р-н Татарстана): на о-ве Бол. Болгарский (28 VI 1988) и на 2 островах у д. Ржавец (26 VI и 3 VII 1988). Новый для флоры Татарстана вид.

Здесь же (о-в Спасский у с. Куралово, 3 VII 1988), а также в республике Марий-Эл в зоне подпора вдхр. (о-в Длинный у устья р. Мал. Кокшага, 27 VI 1989) собраны экземпляры лядвенца, которые, по-видимому, следует отнести к гибриду *L. arvensis* Pers. × *L. zhegulensis* Klok.

**Myosotis ramosissima* Rochel ex Schult. Татарстан, Зеленодольский р-н, Мизиновское охотничье хозяйство, коренной берег протоки, обнаженный песчаный грунт, 26 V 1986; Чувашия, вдхр., о-в Бол. Криушинский, 4 VII 1989. Ближайшие местонахождения — Башкирия (Определитель..., 1989) и Удмуртия (Ильминских, Шадрин, 1988).

Nymphoides peltata (S.C. Gmel.) O. Kuntze. Небольшая заросль (5 × 3 м) встречена на мелководье вдхр. у острова, расположенного выше устья р.Илеть в Звениговском р-не республики Марий-Эл (2 VIII 1989). Очень редкий для марийской флоры вид (Абрамов, 1989).

Oenothera rubricaulis Klebahn. Республика Марий-Эл, Звениговский р-н, 2 острова вдхр. при впадении р. Мал. Кокшага, 22 VI и 1 VII 1989. В Среднем Поволжье известен как распространяющийся по полотнам железных дорог адвентивный вид (Абрамов, 1989; Папченков, Димитриев, 1989).

На большей части изученных островов отмечен также вид *O. biennis* L., считающийся на Среденй Волге редким видом.

Peucedanum oreoselinum (L.) Moench. Татарстан, Тетюшский р-н, вдхр., о-в Тетюшский, 25 VI 1988. Очень редкий вид для татарской флоры, приводимый для нее лишь на основании указания С.И. Коржинского, собиравшего это растение в конце прошлого столетия в тех же местах, что и мы (Определитель..., 1979).

Pilosella × auriculoides (Láng) F. Schultz (*Hieracium × echiogenes* (Naeg. et Peter) Juxip). Встречен на 3 островах вдхр. в пределах Куйбышевского (остров у д. Ржавец, 2 VII 1988; о-в Спасский у с. Куралово, 4 VII 1988) и Алексеевского (о-в Сосновый у с. Лебедино, 20 VII 1988) районов Татарстана. Вид известен на Верхней Волге (Шляков, 1989б), недавно указан для марийской флоры (Папченков, 1990), для Татарстана приводится впервые.

P. × bifurea (Bieb.) F. Schultz et Sch. Bip. (*H. × bifurcum* Bieb.). Собран на о-ве Лисья Грива у с. Березовая Грива Алексеевского р-на Татарстана (17 VII

1988). Среднеевропейско-кавказский вид (Шляков, 1989б), указан для марийской флоры (Папченков, 1990), для татарской флоры приводится впервые.

P. × *calodon* (Tausch ex Peter) Soják (*H. calodon* Tausch ex Peter). Встречен на 2 островах вдхр. у д. Ржавец Куйбышевского р-на Татарстана (24 VI и 2 VII 1988). В сводке Шлякова (1989б) для Среднего Поволжья не указан, хотя в региональной литературе этот вид отмечался (Определитель..., 1979; Абрамов, 1989).

**P.* × *floribunda* (Wimm. et Grab.) Fries (*H.* × *floribundum* Wimm. et Grab.). Республика Марий-Эл, Звениговский р-н, зона подпора вдхр. у г. Новочебоксарска, о-в Казин, 23 VI 1989. Для марийской флоры вид не указан. Ближайшее местонахождение — Нижегородская обл. (Маевский, 1964).

Здесь же собран *P.* × *glomerata* (Froel.) Fries (*H. glomeratum* Froel.) — вид, широко распространенный (Шляков, 1989б), но не указанный во флористической сводке по республике Марий-Эл (Абрамов, 1989).

**P. molliseta* (Naeg. et Peter) Schljak. (*H. mollisetum* (Naeg. et Peter) Dahlst.). Там же, где и 2 предыдущих вида, 23 VI 1989. Северный и северо-западный вид (Шляков, 1989б).

P. praealta (Vill. ex Gochn.) F. Schultz et Sch. Bip. (*H. praealtum* Vill. ex Gochn.). Собран на 4 островах вдхр. в пределах Тетюшского (острова Тетюшский и Пупок, 25 VI 1988), Куйбышевского (о-в Ржавец, 26 VI 1988) и Зеленодольского (остров у пос. Васильево, 1 VIII 1989) районов Татарстана. Вид известен на Верхней Волге (Шляков, 1989б), недавно указан для марийской флоры (Папченков, 1990), в Татарстане отмечается впервые.

P. vaillantii (Tausch) Soják (*H. cymigerum* Reichenb.). Встречен на нескольких островах вдхр. у пос. Болгары Куйбышевского р-на Татарстана (27 и 28 VI 1988). Считается достаточно обычным видом для европейской части России (Маевский, 1964; Шляков, 1989б), но ни в одной из региональных флористических сводок не упомянут.

Plantago intermedia DC. Обычный вид островов вдхр. во всех трех республиках, но в региональных флористических сводках не приводится.

Примерно на половине из всех обследованных островов (во всех республиках) отмечен *P. urvillei* Opiz (*P. stepposa* Kuprian.), ранее не указывавшийся для марийской и чувашской флор.

**Poa tanfiljewii* Roschev. Республика Марий-Эл и Чувашия, о-в Кушниковский у пос. Звенигово, 30 VI 1989. Ближайшее местонахождение — Средний Урал (Цвелев, 1974).

**Polygonum rurivagum* Jord. ex Boreau. Республика Марий-Эл, Звениговский р-н, острова вдхр. ниже устья р. Мал. Кокшага и у д. Мари Луговая, 1 и 6 VII 1989. Известен как редкий заносный вид в Мещере (Определитель..., 1986).

Populus deltoides Marsh. Татарстан, Куйбышевский р-н, о-в Спасский у с. Куралово, 5 VII 1988. Во флоре Татарстана вид не значится (Определитель..., 1979).

Здесь же растет гибрид *P. deltoides* March. × *P. nigra* L. (*P. euraamericana* Guinies). Эти растения, по-видимому, сохранились со времени существования населенного пункта (г. Спасск), затопленного водами вдхр.

P. simonii Carr. Татарстан, Куйбышевский р-н, остров у пос.Болгары, в ивняке по прибрежной песчаной дюне, небольшое деревце, 28 VI 1988. Беглец из культуры. Новый для флоры Татарстана вид.

Potamogeton acutifolius Link. На вдхр. собран в Зеленодольском (остров-заказник Мизиновского охотничьего хозяйства, оз. Большое, 1977—1978 гг.) и в Алексеевском (о-в Сосновый у с. Лебедино, заливы, 20 VII 1988) районах Татарстана. Редкий для татарской флоры вид, известный ранее по находке в пойме р. Волги в 1946 г. (Определитель..., 1979) и на р. Бол. Черемшан в 1973 г. (Папченков, 1985).

P. × *babingtonii* A. Benn. (*P. lucens* L. × *P. praelongus* Wulf.). Республика Марий-Эл, зона подпора вдхр., о-в Ураковский, внутренний водоем, 26 VI 1989. Недавно был обнаружен в водоемах Национального природного парка «Марий Чодра» (Папченков, 1990).

P. obtusifolius Mert. et Koch. Зеленодольский р-н Татарстана, вдхр., Мизиновский остров-заказник, оз. Малое, 20 VIII 1979 и 10 IX 1985; протока, отделяющая остров от коренного берега вдхр., 10 IX 1985 и 14 VII 1986. Редкий для Среднего Поволжья вид (Куданова, 1965; Абрамов, 1989). Для Татарстана приводится впервые.

P. trichoides Cham. et Schlecht. Встречен во внутренних водоемах 3 островов вдхр. в пределах республики Марий-Эл: о-в Сидельниковский нижний, 25 VI 1989; остров ниже устья р. Мал. Кокшага, 1 VII 1989; остров ниже устья р. Илеть, 7 VII 1989. В марийской флоре вид был известен по единичным находкам (Абрамов, 1989; Папченков, 1990).

**P.* × *zizii* Mert. et Koch. (*P. gramineus* L. × *P. lucens* L.). Татарстан, Куйбышевский р-н, мелководья вдхр. у пос. Болгары, 29 VI 1988.

Potentilla canescens Bess. Республика Марий-Эл, острова у деревень Семеновка и Мари Луговая, 22 VI и 6 VII 1989. Для марийской флоры приводится впервые, известен в Татарстане и Чувашии (Определитель..., 1979; Димитриев и др., 1989).

P. heidenreichii Zimmeter. Встречен на 3 островах вдхр. в Тетюшском (небольшой островок, 25 VI 1988) и Куйбышевском (остров у пос. Болгары и один из Малиновских о-вов, 25 VI и 6 VII 1988) районах Татарстана, на 2 островах в пределах республики Марий-Эл (острова у устья р. Илеть, 5 и 7 VII 1989). Прежние находки вида в Среднем Поволжье были связаны преимущественно с железными дорогами (Ильминских и др., 1981; Папченков, Димитриев, 1989; Абрамов, 1989; Папченков, 1990).

Ptarmica vulgaris DC. Татарстан, один из островов вдхр. у пос. Васильево, садовый участок (вне культурных посадок), 24 VI 1990. Новый для татарской флоры вид. Указан для марийской флоры (Абрамов, 1989).

Puccinellia hauptiana V. Krecz. Татарстан, Куйбышевский р-н, Измерские о-ва, развалины кирпичных домов, 15 VII 1988. Новый для флоры Татарстана вид. В Среднем Поволжье был отмечен на полотнах железных дорог Чувашии (Папченков, Димитриев, 1989).

Pyrethrum parthenium (L.) Smith. Татарстан, один из островов вдхр. у пос. Васильево, в ивняке, 24 VI 1990. Беглец из культуры. Для флоры Татарстана приводится впервые.

Raphanus candidus Worosch. Республика Марий-Эл, один из островов у устья р. Илеть, 5 VII 1989. Новый для марийской флоры вид. Известен для Верхне-Волжского и Волжско-Донского флористических районов (Котов, 1979).

Rorippa × *armoracioides* (Tausch) Fuss. Собран на 3 островах вдхр. у пос. Болгары и д. Ржавец Куйбышевского р-на Татарстана (26—27 VI 1988).

Данный гибридогенный вид редко включается в «Определители» и «Флоры», а если и приводится в них, то, как правило, в примечаниях и сносках. Поэтому сложно судить о реальной картине его распространения. Просмотр коллекции LE показал, что на европейской части территории России *R.* × *armoracioides* наиболее часто встречается в бассейне р. Оки, на Окско-Клязьминском междуречье. Его широкое распространение здесь подтверждается и литературными данными (Определитель..., 1986). В LE имеются немногочисленные сборы и со Среднего Поволжья: из Чувашии (с. Порецкое), из-под Ульяновска и из Жигулевского заповедника.

Rosa glabrifolia C.A. Mey. ex Rupr. Собран на о-ве Тетюшский в Татарстане (25 VI 1988), на о-ве Ураковском и на острове ниже устья р. Мал. Кокшага в республике Марий-Эл (26 VI и 1 VII 1988). Указан для марийской флоры (Абрамов, 1989), для флоры Татарстана приводится впервые.

**R. pratorum* Sukacz. Республика Марий-Эл, остров вдхр. выше устья р. Илеть, 2 VII 1989. Ближайшие местонахождения вида — Приуралье и долина р. Оки (Бузунова, 1990).

Rumex × heterophyllus C.F. Schultz. Данный гибрид между *R. aquaticus* L. и *R. hydrolapathum* Huds. встречен 26 VI 1989 на о-ве Ураковский в верховьях вдхр. (республика Марий-Эл). Во флористической литературе по Среднему Поволжью не упоминается.

**R. palustris* Smith. Встречен на 3 островах Волжско-Камского озеровидного расширения вдхр. в пределах Куйбышевского р-на Татарстана (Ржавецкие и Кураловские острова, 26 VI—4 VII 1988), на 2 островах в верховьях вдхр. в пределах Звениговского р-на республики Марий-Эл (острова у устья р. Илеть, 2—5 VII 1989). Западный вид, известен на Украине (Определитель..., 1987).

R. stenophyllus Ledeb. Татарстан, Куйбышевский р-н, 2 острова у д. Ржавец, 26 VI и 3 VII 1988; о-в Спасский у с. Куралово, 5 VII 1988; Измерские о-ва, 15 VII 1988. Республика Марий-Эл, остров у д. Чувашские Атары, 3 VII 1989; острова у устья р. Илеть, 2 и 5 VII 1989. Редкий для Среднего Поволжья вид (Куданова, 1965; Определитель..., 1984; Абрамов, 1989), для флоры Татарстана приводится впервые.

Salvinia natans (L.) All. Считается редким, нуждающимся в охране на территории Татарстана (Определитель..., 1979; Иванова, 1988), известен по единичным находкам в Чувашии (Куданова, 1965) и республике Марий-Эл (Абрамов, 1989). Но на вдхр. в пределах границ названных республик данный вид к категории редких не относится. Особенно часто он встречается на приостровных мелководьях Волжско-Камского озеровидного расширения в Татарстане, где отмечен примерно на 1/3 из почти 100 обследованных островов (1988 г.), менее часто — в верховьях вдхр. выше г. Казани, где отмечен на мелководьях только 6 из более чем 200 обследованных в 1989—1990 гг. островов (острова у устья р. Мал. Кокшага, у д. Чувашские Атары, 2 острова при устье р. Илеть, острова у пос. Васильево и д. Мизиново).

12-летний период наблюдений на мелководьях Мизиновского острова-заказника показал, что на Куйбышевском вдхр. в отдельные годы сальвиния плавающая дает вспышки развития и встречается весьма часто, а в некоторые — не появляется совсем (Папченков и др., 1988).

Scirpus radicans Schkuhr. Встречен на 9 островах в верховьях вдхр. в пределах республики Марий-Эл (23 VI и 3 VII 1989). Редкий для Среднего Поволжья вид (Куданова, 1965; Егорова, 1976; Определитель..., 1979; Папченков, Димитриев, 1987; Абрамов, 1989).

S. tabernaemontani C.C. Gmel. На вдхр. отмечен дважды — на о-ве Спасский в Татарстане (4 VII 1988) и на небольшом острове в Марпосадском р-не Чувашии (29 VI 1989). В Татарстане вид встречается часто (Определитель..., 1979), в Чувашии был известен по находке в пойме р. Мал. Цивиль (Куданова, 1965).

Scolochloa festucacea (Willd.) Link. Отмечен на 2 островах вдхр. в Куйбышевском р-не Татарстана: на о-ве Бол. Болгарский (29 VI 1988) и на одном из островов Малиновской системы (8 VII 1988). Редкий, приводимый по 2 находкам (Определитель..., 1979) вид татарской флоры.

Scutellaria dubia Taliev et Sirj. Встречен на некоторых островах в верховьях вдхр. в пределах республики Марий-Эл (о-в Сидельниковский нижний, 24 VI 1989, остров ниже устья р. Мал. Кокшага, 1 VII 1989) и Татарстана (2 острова у пос. Васильево, 22—24 VI 1990). Ранее в Татарстане был отмечен для Мизиновского острова-заказника (Папченков, 1985), для марийской флоры приводится впервые.

На многих островах всей обследованной части вдхр. отмечен вид *S. hastifolia* L., считающийся редким в Среднем Поволжье.

**Senecio andrzejowskyi* Tzvel. Недавно описанный (Цвелев, 1986) с бассейна Дона вид, встречен в верховьях вдхр. в пределах республики Марий-Эл (о-в Казин, песчаная залежь и сосновый лес, 23 VI 1989; остров у д. Мари Луговая, 6 VII 1989) и Чувашии (о-в Сидельниковский верхний, 24 VI 1989).

**S. borysthenicus* (DC.) Andrz. Отмечен на островах вдхр. в пределах Куйбышевского (Измерские о-ва, 5 VII 1988) и Алексеевского (острова Лисья Грива и Сосновый, 17 и 20 VII 1988) районов Татарстана. Ближайшее местонахождение — Воронежская обл. (Маевский, 1964).

Sium sisaroideum DC. Татарстан, вдхр. у с. Куралово, о-в Спасский, 4 VII 1988. Новый для флоры Татарстана вид.

Tragopogon dasyrhynchus Artemcz. На вдхр. встречен в 2 достаточно удаленных друг от друга местах — на о-ве Спасский у с. Куралово в Татарстане (2 VII 1988) и на одном из островов ниже устья р. Илеть в республике Марий-Эл (7 VII 1989). Ранее в Татарстане вид отмечался на полотне железной дороги (Папченков, Димитриев, 1989), для марийской флоры приводится впервые.

T. podolicus (DC.) S. Nikit. Отмечен на 4 островах зоны подпора вдхр. в пределах республики Марий-Эл и Чувашии (о-в Казин, Сидельниковские о-ва, остров ниже устья р. Бол. Кокшага, 22—24 VI 1989). В республике Марий-Эл вид был собран на полотне железной дороги в г. Йошкар-Ола (Папченков, Димитриев, 1989), для Чувашии приводится впервые.

На о-ве Казин 23 VI 1989 собраны также экземпляры, соответствующие описанию *T. volgensis* (S. Nikit.) S. Nikit. — вида, который при последней обработке Цвелева (1989) был отнесен к синониму *T. podolicus.*

Verbascum austriacum Schott. Татарстан, Алексеевский р-н, остров вдхр. у с. Лебедино, 18 VII 1988. Новый вид для флоры Татарстана. Ближайшее местонахождение — по-видимому, Ульяновская обл., для которой, возможно, именно этот вид указан под названием *V. orientale* (L.) All. (Определитель..., 1984).

Veronica heureca (M.A. Fisch.) Tzvel. Встречается по обсыхающим песчано-илистым отмелям многих островов на всем протяжении обследованной части вдхр. в пределах всех трех республик. Таким образом, северную границу распространения вида в Поволжье следует поднять с юга Татарстана (Цвелев, 1984б) по крайней мере до г. Чебоксары.

V. spuria L. Собран на 3 островах вдхр. у с. Лебедино Алексеевского р-на Татарстана (18—20 VII 1988). Встречается в Ульяновской обл. (Определитель..., 1984), для Татарстана приводится впервые.

Vicia varia Host. Татарстан, один из островов вдхр. у пос. Васильево, возле строений на дачном участке, 22 VI 1990. Очевидно, заносный вид, новый для флоры Татарстана.

Xanthium albinum (Widd.) H. Scholz. На острове у д. Ржавец, 26 VI 1988, в Куйбышевском р-не Татарстана и на острове, расположенном выше устья р. Илеть, 2 VII 1989; в Звениговском р-не республики Марий-Эл. Адвентивный вид, интенсивно распространяющийся по полотнам железных дорог, на пустырях городов и поселков Среднего Поволжья (Гусев, 1977; Ильминских и др., 1981; Димитриев, 1984; Абрамов, 1989; Игошин и др., 1989).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н.В. Сосудистые растения флоры Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1989. 147 с. — *Абрамов Н.В.* О произрастании *Carex arnellii* (*Cyperaceae*) в Марийской АССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 103—104. — *Абрамов Н.В., Папченков В.Г.* Новые и редкие виды растений для флоры Среднего Поволжья и Марийской АССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 270—271. — *Бобров А.Е.* Сем. *Equisetaceae* L.C. Richard ex DC. — Хвощевые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. С. 62—67. — *Бузунова И.О.* Род *Rosa* L. (*Rosaceae*) во флоре северо-запада европейской части РСФСР // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1990. Т. 27. С. 76—82. — *Гусев Ю.Д.* Проникновение новых адвентивных растений в Марийскую АССР по железной дороге // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 3. С. 429—431. — *Димитриев А.В.* Новые натурализовавшиеся заносные растения во флоре г. Чебоксары // Проблемы рекреационных насаждений. Чебоксары: Чувашск. кн. изд-во, 1984. С. 63—65. — *Димитриев А.В., Теплова Л.П., Нерогова Р.Т., Папченков В.Г.*

О некоторых редких и новых растениях Чувашии и прилегающих территорий // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 8. С. 1190—1192. — *Егорова Т.В.* Сем. *Cyperaceae* Juss. — Осоковые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т.2. С.83-219. — *Иванова Р.Г.* Словарь-справочник по флоре Татарии. Казань: Татарск. кн. изд-во, 1988. 304 с. — *Игошин Г.П., Киселев О.Б., Мозговая О.А., Плаксина Т.И., Тихомирова Н.В.* Флора сосудистых растений городов Куйбышевской области // Проблемы изучения синантропной флоры СССР. Матер. совещ. М.: Наука, 1989. С. 56—58. — *Ильминских Н.Г., Димитриев А.В., Мильчаков Л.В.* О некоторых редких и новых адвентивных растениях во флоре Волжско-Камского края // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 8. С. 1221—1225. — *Ильминских Н.Г., Шадрин В.А.* Новые дополнения к флоре Удмуртии // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 3. С. 436—437. — *Конспект* флоры Рязанской Мещеры / Под ред. В.Н. Тихомирова. М.: Лесная пром-ть, 1975. 328 с. — *Котов М.И.* Сем. *Brassicaceae* Burnett (*Cruciferae* Juss. nom. altern.) — Крестоцветные // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 30—148. — *Кречетович В.И., Бобров Е.Г.* Род Овсяница — *Festuca* L. s. str. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 2. С. 497—535. — *Куданова З.М.* Определитель высших растений Чувашской АССР. Чебоксары: Чувашск. кн. изд-во, 1965. 345 с. — *Лукина Е.В.* Об адвентивных видах флоры Горьковской области // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. М.: Наука, 1989. С. 42—44. — *Маевский П.Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд., испр. и доп. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Марков М.В., Папченков В.Г., Ситников А.П.* Новые и редкие виды флоры Татарии // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 114—120. — *Миняев Н.В., Улле З.Г.* Род Лядвинец — *Lotus* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 6. С. 103—115. — *Новиков В.С.* Сем. *Juncaceae* Juss. — Ситниковые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 59—83. — *Определитель* высших растений Башкирской АССР. Сем. *Brassicaceae* — *Asteraceae.* М.: Наука, 1989. 375 с. — *Определитель* высших растений Украины. Киев: Наукова думка, 1987. 548 с. — *Определитель* растений Мещеры. Ч. 1 / Под ред. В.Н. Тихомирова. М.: Изд-во МГУ, 1986. 240 с. — *Определитель* растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984. 392 с. — *Определитель* растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1979. 371 с. — *Папченков В.Г.* Новые и редкие виды растений для автономных республик Среднего Поволжья // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1696—1697. — *Папченков В.Г.* О флористических находках в Марийской АССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1773—1778. — *Папченков В.Г., Димитриев А.В.* О некоторых редких и новых растениях во флоре Чувашии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 526—528. — *Папченков В.Г., Димитриев А.В.* Новые и редкие виды заносных растений автономных республик Среднего Поволжья // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 547—553. — *Папченков В.Г., Голубева И.Д., Шпак Т.Л.* Флора мелководий Куйбышевского водохранилища // II Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям. Тез. докл. Борок, 1988. С. 33—34. *Саксонов С.В., Плаксина Т.И.* Новый для флоры Среднего Поволжья вид хвоща — *Equisetum* × × *trachyodon* (*Equisetaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 251—252. — *Тысячелистники.* Киев: Наукова думка, 1984. 272 с. — *Цвелев Н.Н.* Сем. *Poaceae* Barh. (*Graminea* Juss. nom. altern.) — Злаки // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. С. 117—368. — *Цвелев Н.Н.* Сем. *Alismataceae* Vent. — Частуховые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 156—167. — *Цвелев Н.Н.* Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1984а. Т. 21. С. 232—242. — *Цвелев Н.Н.* О двух новых для европейской части СССР видах из родов *Melandrium* (*Caryophyllaceae*) и *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 1984б. Т. 69. № 9. С. 1255—1260. — *Цвелев Н.Н.* О некоторых новых и редких для европейской части СССР видах растений // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1986. Т. 23. С. 254—263. — *Цвелев Н.Н.* Род Козлобородник — *Tragopogon* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. Т. 8. С. 46—56. — *Шляков Р.Н.* Род Ястребинка — *Hieracium* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1989а. Т. 8. С. 140—300. — *Шляков Р.Н.* Род Ястребиночка — *Pilosella* Hill. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1989б. Т. 8. С. 300—377.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
Пос. Борок, Ярославская обл.
Институт биологии Казанского научного центра РАН
Казань

Получено 25 XI 1991

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.4(571.6)

А. Е. Кожевников

БОТАНИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ СОЗДАНИЯ ЗАПОВЕДНИКА В ДОЛИНЕ ВЕРХНЕГО АМУРА

A. E. KOZHEVNIKOV. BOTANICAL GROUND FOR THE CREATION OF RESERVATION IN THE UPPER AMUR VALLEY

Обосновывается необходимость создания в долине Верхнего Амура (ВА) заповедника, состоящего из нескольких участков. В качестве наиболее перспективного рассматривается район Черпельские Кривуны, где выявлено 445 видов сосудистых растений. Показаны важнейшие флористические особенности этой территории, отражающие основные закономерности флоры ВА. Отмечены места сосредоточения в долине ВА редких и нуждающихся в охране видов.

Остро назревшая необходимость разработки и осуществления научно обоснованных природоохранных мероприятий в бассейне Амура — крупнейшей реки Дальневосточного региона отмечалась на Советско-китайском симпозиуме «Геология и экология бассейна реки Амур», состоявшемся в 1989 г. в г. Благовещенске (Бикс, 1989; Кожевников, 1989; Старченко, 1989; Харкевич, 1989; и др.).

Интенсивное хозяйственное освоение российского Дальнего Востока (РДВ), особенно его южных районов, обусловленное ростом взаимного интереса и сотрудничества стран Азиатско-Тихоокеанского региона, ставит в разряд первостепенных и безотлагательных проблему рационального использования богатейших растительных и иных ресурсов в бассейне р. Амур. Особое место в этой проблеме занимают проекты широкого гидростроительства, ведущего к коренному изменению природной среды в основной (центральной) части георастительной системы бассейна Амура — в долине этой реки.

Долина р. Амур в соответствии с особенностями геоморфологического строения и водного режима делится на три части, из которых участок от слияния рек Шилка и Аргунь до устья р. Зея именуется Верхним Амуром (ВА) (Амурская область, 1989). При разработке природоохранных мероприятий в бассейне р. Амур к каждому из трех участков необходим свой подход с учетом специфических особенностей и отличительных черт их растительного покрова.

Задача сохранения биологического разнообразия в долине р. Амур в значительной степени решена уже на Нижнем Амуре (НА) путем создания Комсомольского заповедника и на Среднем Амуре (СА), где функционируют Большехехцирский и Хинганский заповедники. Организация заповедника на ВА представляется логическим продолжением этого ряда. Необходимость создания заповедника отмечалась в работах различных авторов (Кожевников, 1989, 1990, 1991а, 1992; Старченко, 1989; Харкевич, 1989).

Флористические исследования в долине ВА были начаты выдающимся исследователем флоры Забайкалья Н.С. Турчаниновым, спустившимся в 1833 г. по рекам Аргунь и Амур до пос. Албазино. До конца XIX в. на ВА (преимущественно проездом) побывали многие знаменитые исследователи дальневосточной флоры:

Р.К. Маак, К.И. Максимович, Г.И. Радде, С.И. Коржинский и др. В первой половине XX в. исследования флоры ВА носили случайный и фрагментарный характер. Целенаправленное изучение сосудистых растений в долине Верхнего и Среднего Амура было начато с середины 70-х годов Э.В. Бойко и В.М. Старченко (Бойко, Старченко, 1981, 1982, 1984; Старченко, Бойко, 1982, 1985, 1987).

С 1981 г. мною ведутся планомерные флористические исследования в западных районах Амурской обл. (ЗАО) (Тындинском и Сковородинском) (Кожевников, 1989, 1990, 1992). Непосредственно в долине ВА (на участке от устья р. Галгакан до пос. Бейтоново) исследования проводились в течение полевых сезонов 1984, 1987—1989 гг., в ходе которых методом конкретных флор было изучено 10 географических пунктов.

К настоящему времени долина ВА флористически изучена достаточно полно, поэтому можно корректно решать вопрос о выделении здесь участков, перспективных для организации заповедника. При проработке этого вопроса помимо вышеперечисленных работ Бойко и Старченко, в которых обобщены и дополнены сведения по таксономическому разнообразию и географическому распространению сосудистых растений в долине ВА, и собственных материалов автора как по долине ВА, так и ЗАО в целом были использованы важнейшие флористические сводки по РДВ (Ворошилов, 1966, 1982, 1985; Сосудистые растения..., 1985, 1987, 1988, 1989, 1991).

Кроме того, в работе использованы имеющиеся литературные данные по смежным районам Сибири (Флора Центральной Сибири, 1979; Малышев, Пешкова, 1984; Флора Сибири, 1987, 1988а, б, 1990б; Волотовский, 1991) и Северо-Восточного Китая (Баранов, Чжу-Ю-Чан, 1951; Kitagawa, 1979).

Долина ВА в отличие от СА и НА расположена на стыке трех крупнейших природно-ландшафтных регионов Евразии — Центральной Азии, Сибири и Восточной Азии, что придает ей определенные признаки маргинальной территории. Вместе с тем долина ВА составляет лишь часть единой обширной системы бассейна р. Амур.

Георастительная система р. Амур, под которой «понимается совокупность растительных сообществ и условий их развития в геологическом водосборном бассейне» (Титов, 1952 : 3), в силу огромной протяженности долины реки охватывает территории с весьма контрастными, во многих отношениях диаметрально противоположными климатическими условиями, которым соответствуют специфические флористические комплексы. Так, истоки и верховья Амура расположены в условиях континентального сухого климата Центральной Азии и Южной Сибири, а его низовья, особенно бассейн р. Уссури, — под влиянием влажного муссонного климата Восточной Азии.

В современном виде георастительная система Амура существует, по-видимому, с времен голоцена, однако с конца третичного периода (плиоцен) она испытывала динамические изменения колебательного характера, обусловленные как геологическими, так и общеклиматическими факторами. Доказательства этого мы находим в том, что Восточная Монголия и Южная Сибирь (в особенности Даурия) насыщены маньчжурскими элементами, а также в том, что на СА и в Ханкайской депрессии наблюдается развитие степных и степоидных растительных сообществ (Комаров, 1953; Куренцова, 1962, 1968; Малышев, Пешкова, 1984; Камелин и др., 1988; Губанов и др., 1989).

В условиях колебаний в широких пределах важнейших параметров внешней среды в течение геологически значимого времени многие виды находятся в состоянии подвижного равновесия: при благоприятных условиях их ареал расширяется, они прочно удерживаются в составе фитоценозов, а при резких неблагоприятных изменениях условий среды теряют завоеванные позиции и зачастую переходят в реликтовое состояние. Долина р. Амур с ее богатством и разнообразием экотопов имеет для одних видов значение магистрального пути,

по которому идет экспансия, для других — рефугиума, где на отдельных подходящих участках они переживают неблагоприятные периоды.

Изложенные соображения имеют принципиальное значение для понимания важнейших ботанических особенностей долины ВА, знание которых необходимо для разработки научно-обоснованной стратегии охраны ее фитогенофонда. На основе проведенного анализа (Кожевников, 1991а, б, 1992) можно сделать следующее заключение.

1. Флора, представленная преимущественно видами даурского и маньчжурского флористических комплексов, носит переходный характер. Сложенные этими видами растительные группировки, явно тяготеющие к долине р. Амур и нижним участкам речных долин его наиболее крупных притоков, азональны.

2. Большинство как даурских, так и маньчжурских видов, находящихся здесь на пределе или близ границ своего естественного распространения, явно или почти исключительно приурочено к долине ВА; их произрастание носит преимущественно спорадический, нередко реликтовый характер.

3. В долине ВА наблюдается повышенный уровень флористического богатства (по предварительным подсчетам, здесь произрастает около 800—900 видов сосудистых растений) по сравнению с прилегающими плакорными территориями (около 600—700 видов). Повышенная концентрация видов растений отмечается на участках близ мест впадения крупных притоков и на скалистых обнажениях, в особенности при сочетании равнинных участков долин и скалистых берегов.

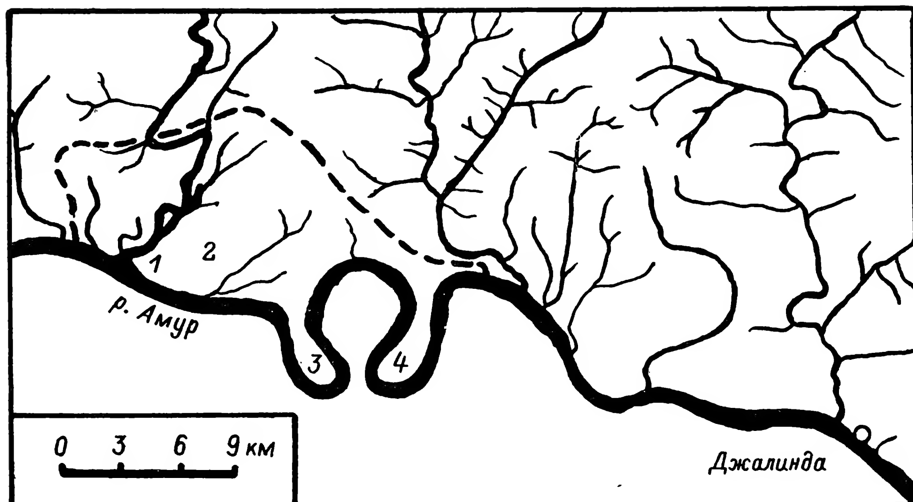
Из вышеизложенного можно сделать следующий важный вывод: заповедник в долине ВА должен быть создан на нескольких относительно небольших участках. Проведенные исследования позволяют выделить шесть подходящих участков, из которых наиболее перспективным и значительным по площади является район Черпельских Кривунов и устья р. Ольдой (Кожевников, 1989, 1990, 1991а). Организацию заповедника в долине ВА с условным названием «Черпельские Кривуны» (ЧК) следует начинать именно на этом участке, положение и предлагаемые границы которого показаны на рисунке.

Территория предлагаемого участка ЧК ограничена линией, которая проходит от берега р. Амур по водоразделу между реками Бургали и Глинянка к вершине с выс. 465.2 м, далее, охватывая бассейн р. Глинянка, к выс. 503.0 м, затем пересекает долину р. Ольдой по прямой от вершины выс. 503.0 м (правобережье) к вершине выс. 469.5 м (левобережье), затем направляется к востоку и юго-востоку по водоразделам, соединяя вершины высот 472.4, 482.0, 496.4, 472.5 и 341.8 м, где опять выходит на берег р. Амур. С юга участок ограничен р. Амур. Общая площадь участка в показанных границах составит около 250 км^2 при максимальной протяженности (по прямой) с севера на юг до 15 км и с запада на восток до 20 км.

Этот район отличается флористическим богатством и своеобразием, что обусловлено удачным сочетанием низкой поймы в устье р. Ольдой и крутых скалистых берегов с многочисленными каменисто-щебнистыми участками.

В результате полевых исследований, проведенных в 1988—1989 гг., на этой территории мною выявлено 445 видов сосудистых растений из 80 семейств. Исследования проводились на всей территории ЧК, за исключением озерно-старичного комплекса на правом берегу р. Ольдой в его устье, а также урочища Верхне-Черпельский Кривун. Флористическое богатство ЧК составит, по-видимому, около 550 видов, причем заносные растения представлены здесь всего несколькими видами (*Echinochloa crusgallii* (L.) Beauv., *Cannabis ruderalis* Janisch., *Galeopsis bifida* Boenn., *Rhinanthus vernalis* (N. Zing.) Schischk. et Serg.).

Наши данные вполне согласуются с аналогичными материалами по конкретной флоре окрестностей пос. Игнашино (Бойко, Старченко, 1984). Последняя изучена очень полно и включает в себя 592 вида (86 семейств), из которых около 40—50 видов — адвентивные растения. По предварительной оценке, сходные цифры получены нами для окр. пос. Джалинда. Можно, по-видимому, считать, что



Положение и границы территории, предлагаемой для организации заповедника «Черпельские Кривуны».

1 — устье р. Ольдой; урочища: 2 — Заольдойский луг, 3 — Верхне-Черпельский Кривун, 4 — Нижне-Черпельский Кривун. Прерывистой линией показана сухопутная граница заповедника. Государственная граница между Россией и Китаем проходит по фарватеру р. Амур.

максимальный объем конкретных флор (без учета адвентивного элемента) на ВА будет колебаться в пределах 500—600 видов.

Для сравнения отметим, что флоры Хинганского (Кудрин, Якубов, 1991), Большехехцирского (Мельникова, 1989) и Комсомольского (Ван, 1988) заповедников, каждый из которых по размерам занимаемой территории почти в 2—3 раза превышает ЧК, имеют в своем составе соответственно 811, 904 и 635 видов сосудистых растений при среднем уровне адвентизации около 10 %.

Свыше 20 видов растений, произрастающих на территории ЧК, не известны из других районов РДВ и Амурской обл. (Кожевников, 1991а, б, 1992). Из числа этих видов выделим комплекс отмельных растений, составляющий яркую особенность амурской флоры (Ворошилов, 1968). Часть этих растений произрастает здесь на пределе своего восточного (*Cyperus fuscus* L., *Elatine hydropiper* L.) или западного (*Dichostylis micheliana* (L.) Nees, *Eleocharis ovata* (Roth) Roem. et Schult.) естественного распространения. Летом 1989 г. на ЧК нами было сделано еще несколько интересных флористических находок: *Ajania trifida* (Turcz.) Tzvel. (крайнее восточное местонахождение нового для флоры РДВ центральноазиатского степного вида), *Isatis tinctoria* L. var. *yezoensis* Ohwi, *Thlaspi cochleariforme* DC., *Euonymus maackii* Rupr. (новые виды для долины ВА) и *Carex meyeriana* Kunth. (новый вид для Даурского флористического района РДВ).

Восточный предел естественного распространения (на РДВ не известны восточнее ВА) имеет 21 вид (из них *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv. и *Cyperus fuscus* произрастают в более восточных районах СДВ как заносные растения), а западный (не выходят за пределы Амурской обл. или едва проникают в смежные флористические районы Центральной Сибири — нагорья Становое, Патомское, Витимское, Даурия Яблоновая и Ононская) — 72 вида. Следовательно, из 445 видов, зарегистрированных для ЧК, 93 произрастает в непосредственной близости от западных или восточных границ своего ареала, что составляет 20.9 %.

На первый взгляд может показаться, что влияние Центральной Азии и Южной Сибири на флору ВА значительно скромнее по сравнению с влиянием Маньчжурии, однако это далеко не так. Около 50—60 видов (*Iris uniflora* Pall.

ex Link, *Paeonia lactiflora* Pall., *Cynoctomum purpureum* (Pall.) Pobed., *Pycnostelma paniculata* (Bunge) Schum., *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC., *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam.), произрастающих в ЧК, с большими дизъюнкциями встречается на СА (преимущественно на Зейско-Бурейской равнине) и в бассейне р. Уссури (в Ханкайской дипрессии).

Во флоре ЧК ясно проступает и другая характерная особенность: 280 видов (около 63 %), отмеченных здесь, явно тяготеет к долине Амура (они встречаются в самой долине и на прилегающей к ней территории в полосе до 60-80 км, куда проникают преимущественно по долинам крупных притоков — рек Урка, Уруша, Ольдой, Бол. Невер и др.), причем 94 (21 %) из них приурочены исключительно к долине Амура (*Onoclea sensibilis* L., *Eragrostis amurensis* Probat., *Festuca litvinovii* (Tzvel.) E. Alexeev, *Veratrum ussuriense* (Loes. fil.) Nakai).

Оценивая в целом состояние занимаемых жизненных позиций видов, произрастающих на ЧК, по характеру их поведения в бассейне ВА, отметим, что только 141 вид (около 32 %) не имеет здесь непосредственно восточных или западных пределов распространения, не тяготеет явно к долине ВА и не является редким.

Спектр крупнейших семейств флоры ЧК выглядит следующим образом: 1 — *Asteraceae* — 56 видов; 2 — *Poaceae* — 43; 3 — *Cyperaceae* — 34; 4 — *Rosaceae* — 30; 5 — *Ranunculaceae* — 26; 6,7 — *Scrophulariaceae* — 15; 6, 7 — *Caryophyllaceae* — 15; 8 — *Polygonaceae* — 14; 9, 10 — *Fabaceae* — 13; 9, 10 — *Brassicaceae* — 13; также отметим *Apiaceae* — 10; *Campanulaceae* — 9; *Lamiaceae* — 9; *Liliaceae* s. l. — 16 видов.

При сравнении с аналогичными данными по Большехехцирскому и Комсомольскому заповедникам выясняются бóльшая общность, идентичная последовательность первых 5 семейств и значительное совпадение по остальным. Однако имеются и различия, в частности высокое положение *Caryophyllaceae*, что определяется, по-видимому, преобладанием ксерофитных и ксерофитно-мезофитных экотопов в долине ВА. Этим же, вероятно, можно объяснить отсутствие среди первых 10 крупнейших семейств *Ericaceae* s. l. Отсутствие *Lamiaceae* можно объяснить в целом более северным положением исследуемой флоры.

При сопоставлении спектра ведущих семейств Хинганского заповедника выявлены его значительное сходство со спектром ЧК именно в той части, которая отличает его от Большехехцирского и Комсомольского заповедников, а именно относительно высокое положение *Caryophyllaceae* (тоже, как и в ЧК, на 7-м месте), отсутствие в первых 10 крупнейших семействах *Ericaceae*. Вместе с тем спектр ведущих семейств Хинганского заповедника имеет только ему присущие особенности среди спектров сравниваемых флор: более высокое положение *Cyperaceae* относительно *Poaceae* (2-е место, а не 3-е) и *Ranunculaceae* относительно *Rosaceae* (4-е, а не 5-е). Объяснение этого следует искать, по-видимому, в характере территории Хинганского заповедника, на которой широко представлены водно-болотные, лугово-болотные и уремные местообитания.

32 семейства из обитающих в ЧК представлены каждое 1 видом, причем 7 из этих видов имеют здесь западный и 1 — восточный пределы распространения, 21 вид — явно тяготеет к долине Амура, а 10 произрастает исключительно в долине этой реки. В целом же на ВА западный предел распространения имеют семейства *Schisandraceae, Oleaceae* (в Сибири не известны), характерные для маньчжурской флоры, и *Celastraceae* (едва проникает в Центральную Сибирь).

На территории ЧК произрастает 15 видов сосудистых растений, подлежащих охране в Амурской обл. (Харкевич, Качура, 1981; Селедец и др., 1988; Охрана природы..., 1989), из которых *Cypripedium macranthon* Sw., *C. calceolus* L. и *Paeonia lactiflora* Pall. включены в «Красную книгу СССР» (1984) и «Красную книгу РСФСР» (1988). К числу нуждающихся в охране на РДВ растений, несомненно, следует отнести около 20 недавно обнаруженных здесь видов, не известных из других районов РДВ и Амурской обл.

Завершая разбор особенностей исследуемого района с точки зрения целесообразности создания здесь заповедного режима, добавим, что эта территория весьма примечательна в эстетическом и природном отношениях: Черпельские Кривуны, представляющие собой три большие, глубоко врезанные в скалистые берега меандры р. Амур, решением Амурского облисполкома № 271 от 01.06.1979 г. объявлены геологическим памятником природы (Селедец и др., 1988).

Отметим, наконец, что этот участок долины ВА относительно мало нарушен деятельностью человека, которая сводится преимущественно к проведению покоса лугов в Нижне-Черпельском Кривуне и на Заольдойском лугу. Населенные пункты на рассматриваемом участке и в непосредственной близости от него отсутствуют в большой степени благодаря соседству государственной границы бывшего СССР, теперь РФ. Но в дальнейшем в связи с ростом торговых и хозяйственных связей с КНР освоение приграничных территорий будет происходить более активно.

Как было показано выше, для максимального охвата наиболее уязвимого компонента флоры в долине ВА необходимо создать сеть относительно небольших заповедных участков. На основе проведенных исследований можно выделить, как уже отмечалось, несколько перспективных с этой точки зрения участков сосредоточения нуждающихся в охране видов растений (укажем лишь некоторые, наиболее интересные и редкие виды, отсутствующие во флоре ЧК).

Перечислим их последовательно с запада на восток (сверху вниз по течению).

1. Устье р. Урка (включая о-в Сахалин); здесь произрастают *Aconitum arcuatum* Maxim., *Ribes diacantha* Pall., *Rubus komarovii* Nakai, *Rhamnus davurica* Pall., *Artemisia desertorum* Spreng.

2. Окр. пос. Игнашино, особенно участок под названием «Вятский утес»; здесь, по данным Бойко и Старченко (1984), отмечены *Allium altaicum* Pall., *Papaver rubro-aurantiacum* (Fisch. ex DC.) Lundstr., *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk.

3. Устье р. Кудикан (6—14 км ниже устья р. Уруша); здесь зарегистрированы *Avenula dahurica* (Kom.) Holub, *Calamagrostis barbata* V. Vassil., *C.* × *submonticola* Probat., *Syringa amurensis* Rupr., *Veronica cerasifolia* Monjuschko.

4. Окр. пос. Джалинда: а) Джалиндинский утес (геологический памятник природы) и устье р. Бол. Невер (*Glyceria leptorhiza* (Maxim.) Kom., *Crataegus sanguinea* Pall.); б) сопка Лысая (*Spodiopogon sibiricus* Trin., *Phlojodicarpus sibiricus* (Fisch. ex Spreng.) K.-Pol., *Artemisia laciniata* Willd.).

5. Окр. заброшенного пос. Бейтоново; здесь растут *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Fraxinus mandshurica* Rupr.

Предложенный перечень интересных во флористическом отношении участков, по своему видовому составу существенно дополняющих флору ЧК, носит самый общий, предварительный характер и ставит своей главной целью привлечь внимание к проблеме разработки для долины ВА научно обоснованной системы перспективных с точки зрения охраны природы территорий, что само по себе является предметом специального обширного исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амурская область. Опыт энциклопедического словаря. Благовещенск: Амурск. отд. Хабаровск. кн. изд-ва, 1989. 416 с. — *Баранов А.И., Чжу-Ю-Чан.* К фитогеографическому изучению хребта Большой Хинган в Северо-Восточном Китае. Харбин, 1951. 28 с. — *Бикс К.А.* Состояние и проблемы охраны фитоценозов бассейна р. Амур в Восточном Забайкалье // Советско-китайский симпозиум. Геология и экология бассейна р. Амур. Тез. докл. Ч. 3(1). Благовещенск: Амурск. компл. НИИ ДВО АН СССР, 1989. С. 16—18. — *Бойко Э.В., Старченко В.М.* Флористические находки в бассейне Амура // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1981. Вып. 2. № 10. С. 3—7. — *Бойко Э.В., Старченко В.М.* Флористические

находки в бассейне р. Амур // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1301—1305. — *Бойко Э.В., Старченко В.М.* Флора окрестностей пос. Игнашино (Верхний Амур). Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1984. № 5998-84 Деп. 29 с. — *Ван В.М.* Сосудистые растения Комсомольского заповедника (Хабаровский край) // Комаровские чтения. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1988. Вып. 35. С. 69—122. — *Волотовский К.А.* Новые и редкие виды флоры Алданского нагорья и Станового хребта (Южная Якутия) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 466—472. — *Ворошилов В.Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 479 с. — *Ворошилов В.Н.* Об отмельной флоре умеренных областей муссонного климата // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1968. Вып. 68. С. 45—48. — *Ворошилов В.Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Ворошилов В.Н.* Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985. С. 139—200. — *Губанов А.И., Камелин Р.В., Буданцев А.Л., Ганболд Э., Дарийма Ш.* Новинки флоры Восточной Монголии // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 255—267. — *Камелин Р.В., Губанов А.И., Дарийма Ш., Буданцев А.Л., Ганболд Э.* Новинки флоры Монгольской Даурии // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1483—1488. — *Кожевников А.Е.* Изучение, использование и охрана сосудистых растений западной части Амурской области // Советско-китайский симпозиум. Геология и экология бассейна р. Амур. Тез. докл. Ч. 3(1). Благовещенск: Амурск. компл. НИИ ДВО АН СССР, 1989. С. 84—86. — *Кожевников А.Е.* Основные особенности флоры западной части Амурской области и задачи ее охраны // Заповедники СССР — их настоящее и будущее. Ч. 2. Ботаника, лесоведение, почвенные исследования. Тез. докл. Всесоюз. конф. Новгород, 1990. С. 100—102. — *Кожевников А.Е.* Перспективный для создания заповедника участок долины Верхнего Амура: устье р. Ольдой — Черпельские Кривуны (биологическое разнообразие сосудистых растений и его особенности). Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1991а. № 2829-В91. 17 с. — *Кожевников А.Е.* Флористические комплексы и основные особенности флоры западной части Амурской области // Флористические и геоботанические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Тез. докл. Красноярск: Изд-во ИЛиД СО АН СССР, 1991б. С. 28—29. — *Кожевников А.Е.* Флористические особенности западной части Амурской области // Комаровские чтения. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1992. Вып. 38. — *Комаров В.Л.* Ботанико-географические области бассейна Амура // Избр. соч. М.: Изд-во АН СССР, 1953. Т. 9. С. 515—526. — *Красная* книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с. — *Красная* книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-ть, 1984. Т. 1, 2. — *Кудрин С.Г., Якубов В.В.* Сосудистые растения Хинганского заповедника (Аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников СССР. М., 1991. С. 1—66. — *Куренцова Г.Э.* Растительность Приханкайской равнины и окружающих предгорий. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — *Куренцова Г.Э.* Реликтовые растения Приморья. Л.: Наука, 1968. 72 с. — *Малышев Л.И., Пешкова Г.А.* Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 265 с. — *Мельникова А.Б.* Анализ флоры сосудистых растений Большехехцирского заповедника (Хабаровский край) // Комаровские чтения. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1989. Вып. 36. С. 74—115. — *Охрана* природы Амурской области / Под ред. Н. К. Шульмана. Благовещенск: Амурск. отд. Хабаровск. кн. изд-ва, 1989. 144 с. — *Селедец В.П., Поярков Б.В., Воробьева Т.Ф., Сохина Э.Н., Шлотгауэр С.Д., Шульман Н.К.* Охраняемые природные территории южной части Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1988. 120 с. — *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С.С. Харкевич. Л.: Наука, 1985. Т. 1. 399 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; 1991. Т. 5. — *Старченко В.М.* Вопросы охраны редких растений в бассейне Амура (Амурская область) // Советско-китайский симпозиум. Геология и экология бассейна р. Амур. Тез. докл. Ч. 3(2). Благовещенск: Амурск. компл. НИИ ДВО АН СССР, 1989. С. 92—94. — *Старченко В.М., Бойко Э.В.* Флористические находки на западе Амурской области // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 3. С. 369—372. — *Старченко В.М., Бойко Э.В.* Материалы к флоре и растительности Верхнего Амура // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 843—846. — *Старченко В.М., Бойко Э.В.* Флористические находки в бассейне Верхнего Амура (советский Дальний Восток) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1544—1546. — *Титов И.А.* Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. М.: Сов. наука, 1952. 471 с. — *Флора* Центральной Сибири / Под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Новосибирск: Наука, 1979. Т. 1—2. 1048 с. — *Флора* Сибири. Новосибирск: Наука, 1987—1990: *Araceae — Orchidaceae*. 1987. 248 с.; *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae*. 1988а. 200 с.; *Rosaceae*. 1988б. 200 с.; *Poaceae*. 1990а. 361 с. *Cyperaceae*. 1990б. 280 с. — *Харкевич С.С.* Современное состояние и задачи изучения, использования и охраны сосудистых растений бассейна р. Амур (в пределах советского

Дальнего Востока) // Советско-китайский симпозиум. Геология и экология бассейна р. Амур. Тез. докл. Ч. 3(2). Благовещенск: Амурск. компл. НИИ ДВО АН СССР, 1989. С. 92—94. — *Харкевич С.С., Качура Н.Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 234 с. — *Kitagawa M.* Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz: J. Cramer, 1979. 715 p.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 31 V 1991

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35.:582.572.2

А. И. Погосян, А. Г. Сейсумс

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ALLIUM* (*ALLIACEAE*) ИЗ АФГАНИСТАНА, ТУРЦИИ И ГОСУДАРСТВ СРЕДНЕЙ АЗИИ

A. I. POGOSIAN, A. G. SEISUMS. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF *ALLIUM* (*ALLIACEAE*) FROM THE AFGHANISTAN, TURKEY AND STATES OF THE MIDDLE ASIA

Allium aflatunense B. Fedtsch., **2n=16.** Кыргызстан, Чаткальский хр., окр. оз. Сары-челек, 1989, Сейсумс (Salaspils).[1]

A. alexeianum Regel, **2n=16, 16+2B, 16+4B.** Таджикистан, хр. Зеравшан, ущелье Антара-сара, 1990, Сейсумс (Salaspils).

A. aroides M. Pop. et Vved., **2n=16.** Образцы из Ботанического сада АН Узбекистана, вероятное происхождение — хр. Зеравшан, район пос. Ургут, 1989, Сейсумс (Salaspils).

A. bodeanum Regel, **2n=16.** Туркмения, хр. Копетдаг, гора Душак, 1989, Сейсумс (LE).

A. brachyscapum Vved., **2n=16.** Туркмения, хр. Копетдаг, ущелье Арваз, 1989, Сейсумс (Salaspils).

A. chitralicum Wang et Tang, **2n=32.** Таджикистан, Горный Бадахшан, окр. с. Гарм-чашма, 1991, Сейсумс (LE).

A. cupuliferum Regel, **2n=16.** Таджикистан, Туркестанский хр., окр. г. Пенджикент, 1985, Сейсумс (Salaspils).

A. dasyphyllum Vved., **2n=16, 16+1B.** Кыргызстан, западная часть Киргизского Алатау, урочище Кара-арча, 1990, № 432, Камелин, Буданцев, Сейсумс (LE).

A. decipiens Fisch. ex Schult. et Schult. fil., **2n=16.** Казахстан, Акмолинская обл., плато на левобережье р. Киил, 1990, № 19, Камелин, Буданцев, Сейсумс (LE). **2n=20.** Казахстан, Алма-Атинская обл., окр. с. Капчагай, 1991, Сейсумс (LE).

A. dodecadontum Vved., **2n=16, 16+1B.** Кыргызстан, Чаткальский хр., окр. оз. Сары-челек, 1990, Черемных (LE).

A. elatum Regel, **2n=16.** Таджикистан, Вахшский хр., долина р. Кызылсу, выше с. Балджуан, 1990, Сейсумс (Salaspils).

A. fetisowii Regel, **2n=16.** Казахстан, в 26 км к северу от Алма-Аты, 1990, № 543, Камелин, Буданцев, Сейсумс (LE).

A. × «Globus» (*A. christophii* Trautv. × *A. giganteum* Regel), гибридный сорт, селекционеры сорта Иоштова и Вацлавик, **2n=16+1B.** 1990, Сейсумс (Salaspils).

[1] Образцы хранятся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Королевского ботанического сада Эдинбурга (E), Ботанического сада АН Латвии, г. Саласпилс (Salaspils).

A. gultschense B. Fedtsch., **2n=16.** Кыргызстан, Алайский хр., 1989, Сейсумс (Salaspils).

A. insufficiens Vved., **2n=16.** Таджикистан, хр. Табакчи, 1990, Сейсумс (Salaspils).

A. karataviens Regel, **2n=18.** Казахстан, хр. Сырдарьинский Каратау, водораздел рек Бугунь и Саси-казень, 1990, № 233, Камелин, Буданцев, Сейсумс (LE); хр. Сырдарьинский Каратау, ущелье Саясу, 1990, № 351, Камелин, Буданцев, Сейсумс (LE).

A. komarowii Lipsky, **2n=16.** Таджикистан, хр. Зеравшан, ущелье Антара-сара, 1990, Сейсумс (Salaspils).

A. kujukense Vved., **2n=18.** Казахстан, хр. Сырдарьинский Каратау, ущелье Уч-узень, 1990, № 170, Камелин, Буданцев, Сейсумс (LE).

A. litvinovii Drob. ex. Vved., **2n=16.** Кыргызстан, Чаткальский хр., окр. оз. Сары-челек, 1990, Черемных (LE).

A. mirum Wendelbo, **2n=16.** Afghanistan, S of Salang pass, N 6509, Kukkonen (E).

A. orientale Boiss., **2n=16.** Turkey, Adana, near Pozanti, Amanus Expedition (E).

A. pandzhi Seisums, **2n=16.** Таджикистан, Придарвазье, окр. с. Иол, 1991, Сейсумс (LE).

A. robustum Kar. et Kir., **2n=16.** Казахстан, южный макросклон Тарбагатая, верховья ущелья Урджар, 1990, № 2149, Камелин, Буданцев, Сейсумс (LE).

A. saposhnikovii E. Nikit., **2n=16.** Кыргызстан, Киргизский Алатау, окр. г. Бишкек, гора Паспельдык, 1991, Сейсумс (Salaspils).

A. schugnanicum Vved., **2n=16, 16+1B.** Таджикистан, Придарвазье, окр. с. Иол, 1991, Сейсумс (LE).

A. sergii Vved., **2n=16.** Казахстан, хр. Сырдарьинский Каратау, ущелье Уч-узень, 1990, № 160, Камелин, Буданцев, Сейсумс (LE).

A. suworowii Regel, **2n=16.** Таджикистан, Гиссарский хр., ущелье Варзоб, окр. с. Кандара, 1989, Сейсумс (Salaspils).

A. trautvetteranum Regel, **2n=16.** Таджикистан, Придарвазье, окр. с. Иол, 1991, Сейсумс (LE).

A. tulipifolium Ledeb., **2n=16.** Казахстан, Южный Алтай, ущелье Кара-коба, 1990, № 1734, Камелин, Буданцев, Сейсумс (LE).

A. viridiflorum Probed., **2n=16.** Кыргызстан, Чаткальский хр., окр. оз. Сары-челек, 1990, Черемных (LE).

A. vvedenskyanum Pavl., **2n=16.** Казахстан, Чу-илийские горы, окр. с. Отар, 1991, Сейсумс (Salaspils).

Институт ботаники АН Армении
Ереван
Ботанический сад АН Латвии
Саласпилс

Получено 16 I 1992

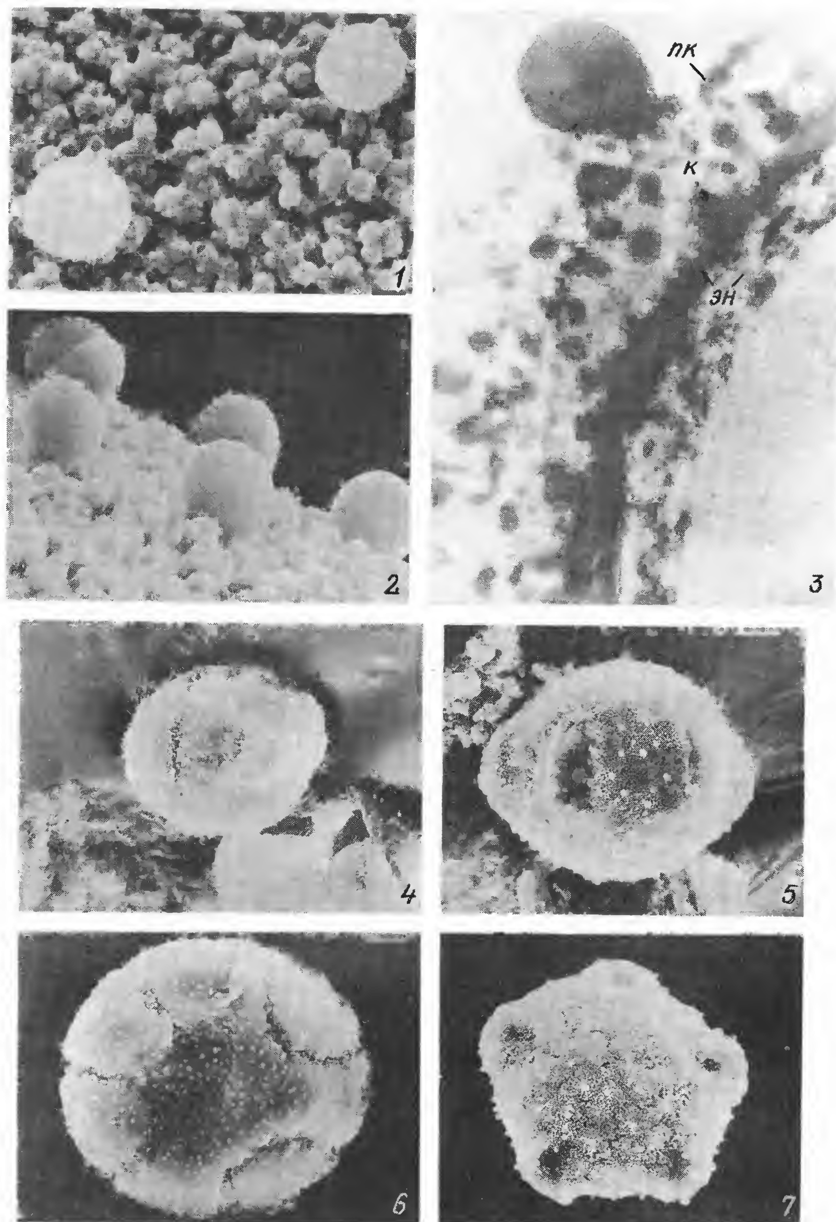


Таблица I. Ультраструктура пыльцевых зерен *Ostrowskia*, *Leptocodon* и *Codonopsis*.

1,2,3,5,7 — *Ostrowskia magnifica*: *1,2* — деталь скульптуры, ×7500, СЭМ; *3* — наклонный срез через экзину в области апертуры, видны основания колумелл, на сильно расчлененном покрове крупная глобула, эндэкзина в верхней части слабо ламеллятная, в нижней сложена мелкими глобулами и короткими толстыми ламеллами, ×13 200, ТЭМ; *5* — вид с экватора, видны поровидные апертуры, ×500, СЭМ; *7* — вид с полюса, ×500, СЭМ. *4* — *Leptocodon gracilis*, вид с экватора, ×1000, СЭМ. *6* — *Codonopsis ovata*, вид с полюса, ×1000, СЭМ.

1/4 I Зак. 2092

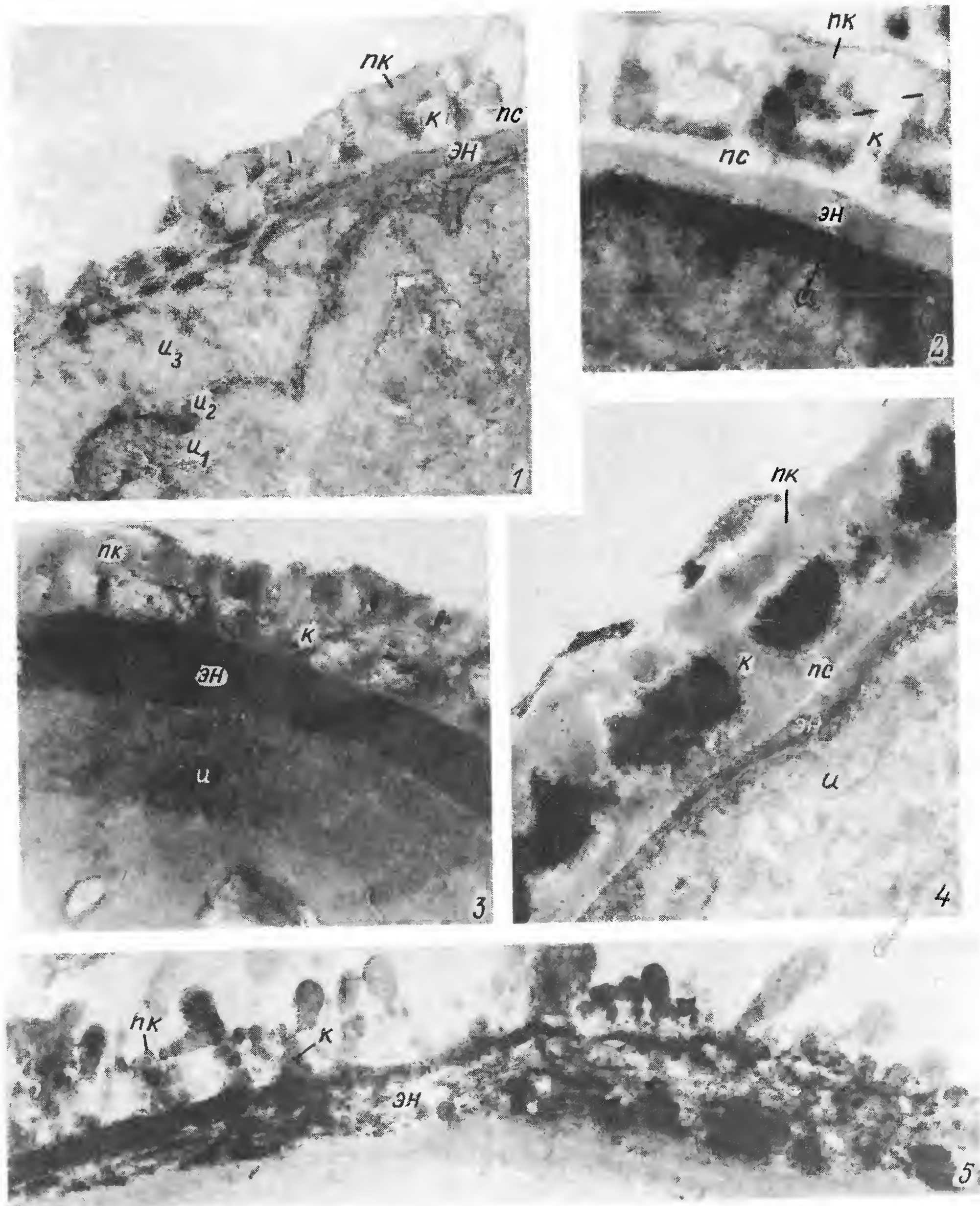


Таблица II. Ультраструктура пыльцевых зерен *Codonopsis, Leptocodon, Platycodon, Cyananthus, Ostrowskia* (ТЭМ).

1 — *Codonopsis ovata,* срез через апертуру, видны 3-слойная эктэкзина, мощная эндэкзина, 3-слойная интина, ×11 000; *2* — *Leptocodon gracilis*, срез в межапертурном районе, тектум слабо расчлененный, длинные колумеллы, однородный подстилающий слой, слегка ламеллятная эндэкзина, ×32 000; *3* — *Platycodon grandiflorum*, срез вдоль апертуры, видны длинные колумеллы с овальными головками, с фрагментарным подстилающим слоем, мощная эндэкзина и интина, ×13 200; *4* — *Cyananthus formosus*, покров и подстилающий слой монолитные, колумеллы утоньшенные в средней части, эндэкзина тонкая, ×16 000; *5* — *Ostrowskia magnifica*, срез в области апертуры, эндэкзина мощная, сильно разрыхлена, головки колумелл очень мелкие, частые, плотно прижатые друг к другу и более редкие, крупные, овальные, ×13 200. *и* — интина (индексами $и_1$, $и_2$, $и_3$ обозначены слои интины), *к* — колумелла, *пк* — тектум, пс — подстилающий слой, *эн* — эндэкзина.

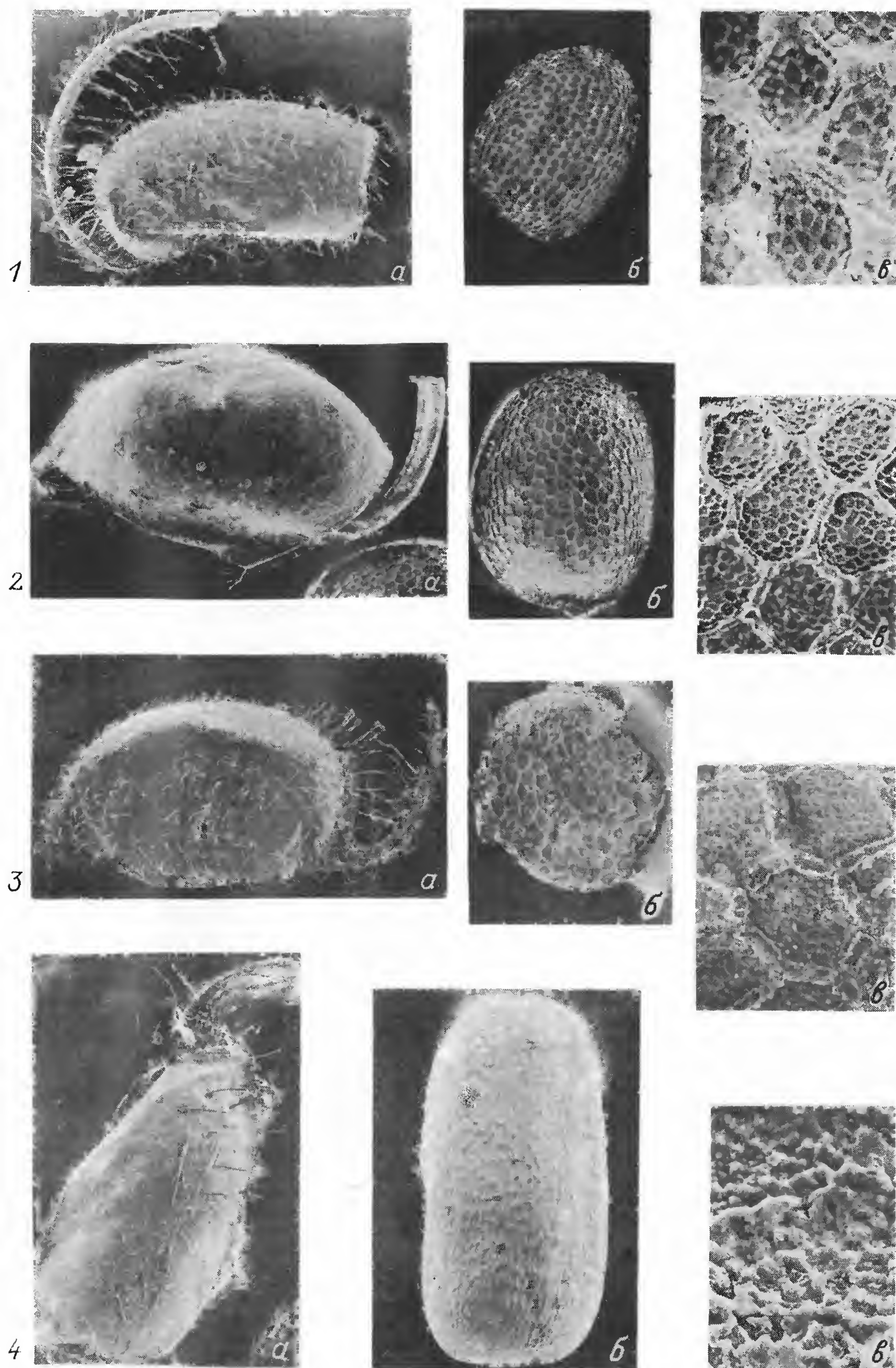
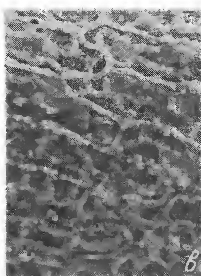


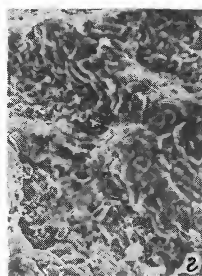
Таблица.

1 — *Geranium dissectum*, *2* — *G. columbinum*, *3* — *G. rotundifolium*, *4* — *G. bohemicum*, *5* — *G. lucidum*, *6* — *G. robertianum*, *7* — *G. pusillum*, *8* — *G. molle*, *9* — *G. divaricatum*. а — общий вид створок плода, ×30; *б* — общий вид семени, ×30; *в* — микроскульптура поверхности семени, ×600; *г* — скульптура поверхности створок плода, ×200.

5

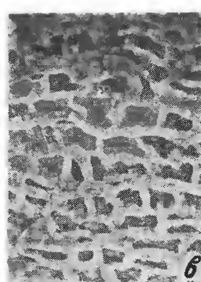


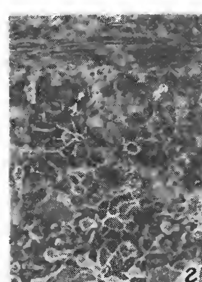




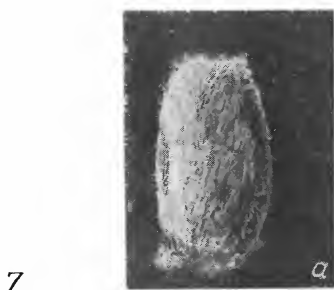
6

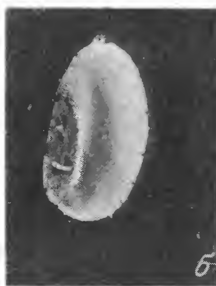


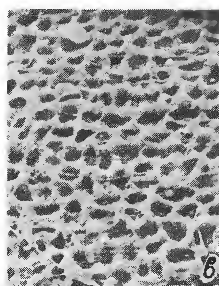




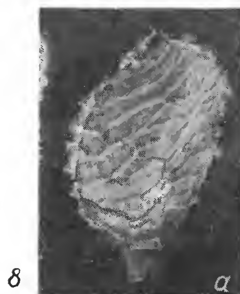
7

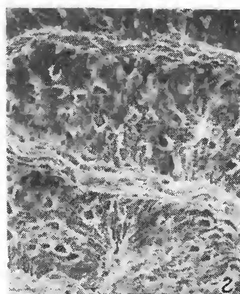




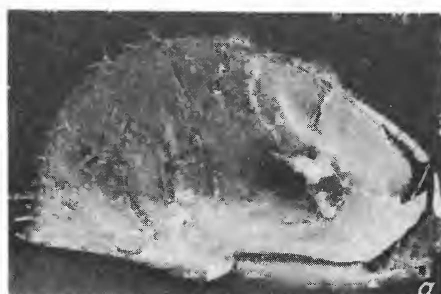


8





9



Продолжение таблицы.

CONTENTS

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1992. Т. 77. № 9. 1—104